R. Bp. tome I 56

TOME XX, FASC. 2 — 15 NOVEMBRE 1955

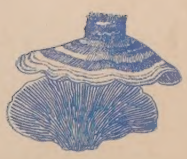
REVUE DE MYCOLOGIE

Publication paraissant 5 fois par an

publiée et dirigée par

ROGER HEIM

Membre de l'Institut (Académie des Sciences)
Directeur du Muséum National



LABORATOIRE
DE CRYPTOGAMIE
DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE DE BUFFON, PARIS (Ve)

Périodique subventionné par le Centre National de la Recherche Scientifique

GENERAL MYCOLOGICAL
9 JAN

SOMMAIRE

TRAVAUX ORIGINAUX

Georges MALENÇON. — Le développement du *Torrendia pulchella* Bres. et son importance morphogénétique (avec fig.). 81

Mme Panca HEIM. — Le noyau dans le cycle évolutif de *Plasmodiophora Brassicae* Woron. (Pl. I) 131

Rokuya IMAZEKI. — A new Japanese fungus *Protodaedalea hispida* Imazeki, gen. et spec. nov. (Pl. II) 158

Robert KÜHNER et Mme P. TERRA. — La race bisporique de *Mycena tenella* Fries est amphithalle tétrapolaire (avec fig.) 161

M. MASSENOT. — Quelques récoltes d'Ustilaginales (2e note) (avec fig.) 178

***

Liste bibliographique 186

SUPPLÉMENT

Chronique de l'amateur : Les Anciens n'avaient pas tous les torts, par Georges BECKER 188

La chronique anecdotique de Camille FAUVEL : Amateurs et Professionnels 192

Le développement du Torrendia pulchella Bres. et son importance morphogénétique

Par G. MALENÇON (Rabat)

■

Entré dans la mycologie depuis plus de cinquante ans et considéré comme une manière de curiosité en raison de l'énigme phylogénétique qu'il pose, le *Torrendia pulchella* Bres. est en réalité un Gastéromycète des plus mal connus. Il croît cependant en Europe ou aux portes mêmes du Continent, mais son aire est si restreinte et occupe des régions lusitano-mauritaniennes ou algériennes malheureusement si peu parcourues, qu'il fait figure de rareté.

Sa bibliographie originale, fort réduite, se limite en fait à la description princeps de Bresadola (1) complétée par quelques additions de Torrend (56, 57). Et encore, Bresadola n'a-t-il eu en mains qu'un lot de spécimens expédié du Portugal par Torrend qui demeure donc le seul botaniste ayant officiellement observé *in situ* le champignon qui lui fût dédié (1). Au demeurant, ces deux auteurs s'en sont l'un et l'autre tenus à des informations surtout physionomiques ou d'une microscopie sommaire, impuis-

(1) Le *Torrendia pulchella* a été découvert pour la première fois en 1902 et retrouvé dans les années suivantes par C. Torrend, aux environs de Setubal. Toujours au Portugal, ce même botaniste l'a rencontré encore à Villa Viçosa et dans la Serra de Monchique (2, 56, 57, 63, 64). En compagnie de M. R. Heim nous l'avons nous-même observé en 1931 dans cette Serra de Monchique et, depuis 1932, nous l'apercevons à peu près chaque hiver dans les forêts sableuses à *Quercus suber* des environs de Rabat. R. Maire et R. G. Werner (*Fungi Maroccani*, n° 981) le signalent en plus à Larache et notre collègue M. R. Bertault l'a recueilli l'an passé dans la Zone de Tanger, toujours sous *Quercus suber*. Fréquent donc dans la zone atlantique de la Péninsule Ibérique et de l'Afrique du Nord, le *T. pulchella* manque, ou apparaît au moins très rare, dans l'intérieur ou sur le littoral méditerranéen des mêmes régions. On l'ignore ainsi en Catalogne, en Algérie et en Tunisie, qui ont pourtant fait l'objet de prospections mycologiques importantes. René Maire, qui a longtemps résidé à Alger, ne l'a pas vu dans ses environs; toutefois nous trouvons trace, dans ses Notes inédites, de deux envois reçus de Kabylie, l'un de Bouïra, l'autre de Tizi Ouzou, qui font ressortir une disjonction aréale d'autant plus digne de remarque qu'elle rejoint celle d'autres espèces telles que le *Bovistella radicata* et l'*Hypholoma* (*Psilocybe*) *cyanescens*.

santes à renseigner sur la structure profonde de ce Gastéromycète, et par là de mettre sur la voie de ses affinités.

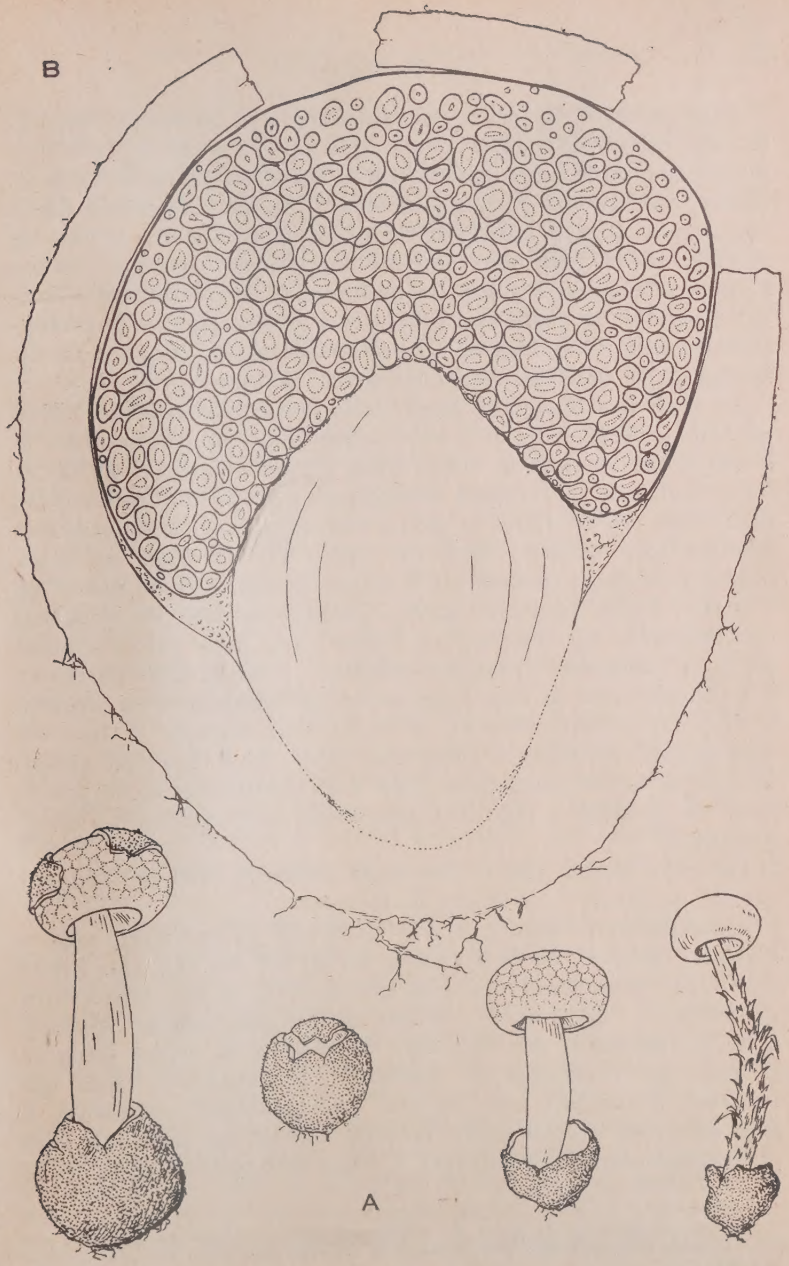
Dans de telles conditions, il n'était pas inutile d'aborder l'anatomie du *Torrendia pulchella,* fréquent au Maroc près de Rabat, en essayant si faire se pouvait de suivre les étapes de son évolution organique. La seule difficulté résidait dans la végétation éparse et longtemps souterraine de l'espèce, qui rend décevante la recherche des primordiums. Pourtant, nous avons pu réunir à la longue une série de stades, sinon aussi complète qu'il aurait été désirable, au moins suffisante pour fixer les moments essentiels de son histoire embryologique et nucléaire, et nous permettre d'en faire un exposé homogène.

Selon les besoins, ce matériel a été étudié frais ou durci à l'alcool, au moyen de coupes à main levée, soit en pièces fixées au Flemming, au Bouin-Hollande ou au Regaud, incluses et débitées en coupes de 4, 6 et 8 μ. Les colorants ont été le Rouge Congo pour les membranes, le Bleu coton et l'Erythrosine pour le cytoplasme, l'acide osmique et le Soudan III pour les inclusions lipidiques, l'Hématoxyline ferrique ou le mélange Fuschine basique-Vert lumière pour les noyaux.

*
**

Avant d'entrer dans le domaine anatomique proprement dit, il convient en première instance de rappeler que le *Torrendia pulchella* se présente sur le terrain à la façon d'un minuscule *Amanitopsis* blanc pur (Pl. 1, fig. A), sans anneau donc mais bien volvacé, haut de 2 à 5 cm., avec stipe cylindracé un peu atténué vers le haut ou fusoïde, et dont le chapeau, large de 8-15 mm. et dépourvu de lames, est fait d'une épaisse gleba piléiforme close, bourrée de logettes fertiles arrondies. Le port agaricoïde est donc ici une illusion et ce *Torrendia* est en réalité bâti sur le modèle des *Battaraea,* sans que cette ressemblance permette bien entendu de préjuger de ses affinités phylétiques.

Au reste, il est sans intérêt de s'arrêter à ce qu'est la fructification épanouie où la déhiscence a bouleversé toute ordonnance initiale. Le terme parfait à considérer dans notre étude est bien davantage le jeune fruit encore souterrain, qui s'entr'ouvre parce que mûr. Il est alors entièrement construit, avec ses divers organes à peine déplacés par une esquisse de déhiscence où s'inscrit, dans la juste mesure nécessaire, le sens des phénomènes mécaniques en train de s'accomplir.



Pl. 1. — *Torrendia pulchella.* — A : Quatre spécimens représentés grandeur naturelle; à gauche un échantillon de taille très robuste, à droite un autre au contraire grêle et à stipe pelucheux. B : Coupe verticale d'un spécimen encore sub-clos, montrant le voile général épais et rompu, le stipe ramassé et, au-dessus, la gleba avec son entassement de locules fructifères (× 12).

A ce moment, la jeune fructification est un corps charnu, massif, brièvement obpiriforme, qui atteint dans le spécimen moyen que nous représentons (Pl. I, fig. B), 10 mm. de large et 12 mm. de hauteur. A son sommet le voile général, béant d'une première déchirure, laisse entrevoir la surface blanche et lisse de la gleba enveloppée dans son mince péridium interne. Comme l'espèce affectionne les terrains arénacés, son extérieur est d'ordinaire poudré de particules sableuses retenues par un imperceptible mycélium amphigène, un peu plus ramassé vers la base où il s'agrège en fins rhizoïdes, qui peuvent manquer.

La section verticale met à jour trois parties distinctes : d'abord un voile général épais de 1 mm., assez tenace, ici rompu dans le haut, et qui formera la volve; puis, immédiatement sous lui et s'étendant à toute la moitié supérieure du fruit, une forte calotte piléiforme représentant la gleba, ferme, cireuse, à nombreuses logettes sub-arrondies d'où s'échappe, sur le frais, un léger mucus blanchâtre auquel on a donné le nom un peu abusif de « latex ». Enfin, sous cette gleba et inséré au droit de sa concavité, s'emboîte un stipe encore ovoïde-trapu mais qui va s'allonger à la déhiscence jusqu'à quintupler sa taille. Inférieurement il s'encastre dans la base épaissie du voile général avec laquelle il finit par se confondre et, entre les deux organes — base du voile et base du stipe — s'est déjà formé, dans l'exemple choisi, une petite lacune encombrée d'un tissu floconneux lâche provenant des premières ruptures organiques consécutives à l'allongement.

Tel est, à simple vue, le *Torrendia pulchella* Bres. entièrement achevé, au moment où il sort de terre.

A ses premiers débuts ce n'est pourtant qu'une petite sphère blanche, charnue, de taille variée selon son âge. La plus jeune que nous ayons récoltée atteint tout au plus quatre millimètres de diamètre. Un mince revêtement de *protenchyme* filamenteux (2) péricline, peu régulier, l'enveloppe de toutes parts et se relie par l'extérieur au mycélium. Il limite une chair qui tranche violemment avec lui par une structure vésiculeuse, à gros éléments accolés entre lesquels circule un lacis d'*hyphes protenchymatiques* constituant le tissu fondamental de la jeune

(2) Nous utilisons ici le terme de « protenchyme », conformément au sens que lui a attribué Reijnders (48), pour désigner le feutrage primordial où va s'organiser le fruit.

masse fongique. Issues du revêtement, elles se dirigent vers l'intérieur en une course confuse et d'autant plus capricieuse que la présence des grosses cellules les oblige à de nombreux détours; mais elles sont en fait semblables aux éléments de ce revêtement, lui-même assez peu différent du mycélium.

Dès ce stade, la chair du primordium apparaît donc dimorphe. Nous ne disons pas « dimitique », ce qui impliquerait des filaments tous grêles à l'origine et simplement modifiés par une évolution secondaire : les uns demeurant à leur état primitif, d'autres, épaissis ou renflés, s'étant transformés en cellules squelettales. Or, dans le cas présent, pareille unité d'origine fait défaut et, si nous voyons bien les hyphes grêles représenter l'état filamenteux initial du champignon, les cellules vésiculeuses de leur voisinage ne leur ressemblent à aucun moment. Ce sont des formations spéciales dont nous allons bientôt décrire le développement mais que nous tenons dès à présent à distinguer sous le nom de *protocystes*, en soulignant qu'au stade actuel il s'agit de *protocystes primaires*, auxquels succèderont plus tard des *protocystes secondaires*, dont il sera parlé en temps voulu.

Où qu'on les prenne, les hyphes protenchymatiques sont cylindracées, rarement fusoïdes, et d'un diamètre peu variable (3 à 6 μ). Quittant le revêtement, elles circulent isolées ou en fascicules lâches et, le long de leur parcours, établissent entr'elles de fréquentes anastomoses, s'entrelacent, se nouent, pour former en définitive un vaste système réticulé qui enserre de près les protocystes primaires et donne à la chair une cohérence dont les dissociations les plus laborieuses ont souvent du mal à triompher.

De longueur variable (par ex. 20 à 70 μ), les articles de ces hyphes sont uniformément binucléés et leurs cloisons montrent partout des boucles bien formées presque toujours accompagnées d'épaississements basophiles, tantôt petits, tantôt volumineux. Cet état à la fois binucléé et bouclé est au reste d'une remarquable constance mais il n'est pas exclus que des mitoses supplémentaires se produisent sporadiquement à l'intérieur de quelques articles. Dans ce cas, une cloison secondaire — munie d'épaississements basophiles mais dépourvue de boucle — vient alors promptement rétablir la structure dicaryotique un instant troublée. Ces accidents toutefois restent rares.

Le contenu des articles, dense et homogène au début, se

vacuolise peu à peu et le cytoplasme se réduit à une couche pariétale insignifiante où se réfugie le dicaryon. L'article paraît alors pratiquement vide, avec seulement de temps à autre un ou deux cristalloïdes quadrangulaires dans sa grande vacuole centrale. Il est alors au terme de son évolution et, avec sa membrane légèrement affermie, ne représente plus qu'un élément mécanique de soutien ou de conduction.

Toutes les hyphes n'aboutissent pas d'une façon aussi simple à ce point mort et, pendant que certaines conservent leur activité et prolifèrent, d'autres se trouvent dérivées vers une fonction excrétrice qui en modifie l'aspect. Elles se muent en éléments vasiformes, c'est-à-dire en longs siphons contournés, ramuleux, variqueux, pleins d'un suc oléiforme réfringent ou granulé qui, dans les parties anciennes, s'éclaircit et disparaît en abandonnant un reliquat de nombreux cristalloïdes (Pl. 4, fig. D et Pl. 6, fig. C). Toujours rares et clairsemées, ces formations se rencontrent partout dans le fruit et à tous ses âges, sans jamais jouer un rôle lactifère apparent, pas même dans la gleba dont la secrétion blanchâtre relève, comme nous le verrons, d'une origine tout autre.

Rompant avec l'histologie habituelle des champignons supérieurs, la chair du jeune *Torrendia* ne doit pas sa structure celluleuse au renflement d'articles filamenteux. Loin d'appartenir à ces formations intercalaires banales, les protocystes qui lui donnent son apparence parenchymateuse sont au contraire des organes différenciés et *terminaux*, élaborés un à un ou en petites grappes à l'extrémité de ramifications filamenteuses protenchymatiques. En règle générale, les futures branches porteuses raccourcissent leur dernier ou leurs deux ou trois derniers articles, qui peuvent eux-mêmes se ramifier brièvement, puis chaque terminaison émet tour à tour, et *en ordre basipète*, une clavule bouclée à la base, qui reçoit un dicaryon. Ainsi prennent naissance d'innombrables protocystes dans toute l'étendue du jeune fruit.

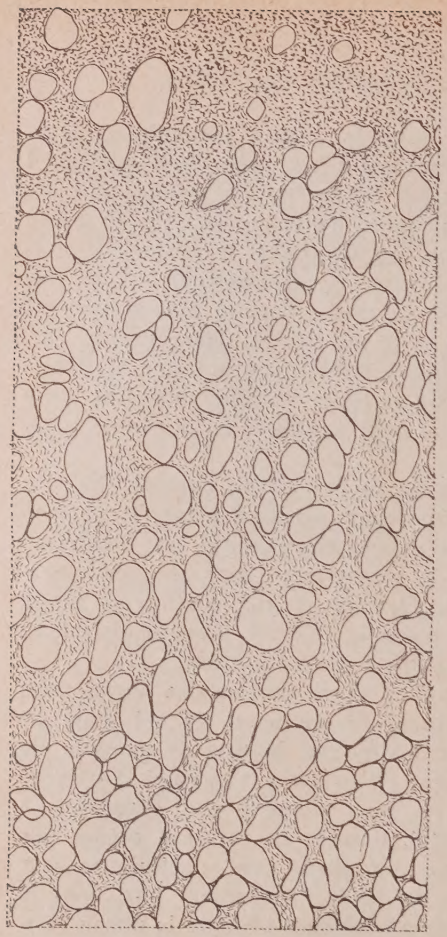
Cet état initial est vite dépassé. Sous la poussée d'une forte turgescence, les jeunes clavules s'accroissent et se renflent dans des proportions considérables, pendant que des mitoses successives et *non synchrones* de leur dicaryon multiplient le nombre de leurs noyaux. Le plus souvent, une première et grosse vacuole se forme au sommet de la clavule, qui se renfle, et une seconde

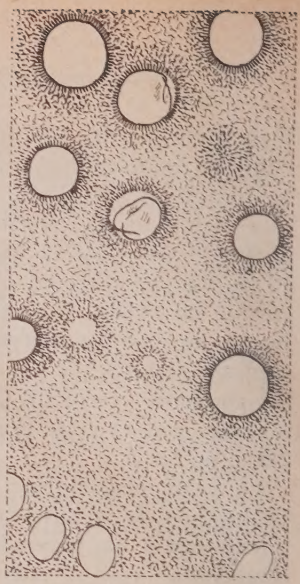
plus modeste lui fait suite dans la région pédiculaire; puis l'isthme cytoplasmique séparant ces deux enclaves s'amincit et se rompt, et les deux vacuoles confluent. Le cytoplasme est alors rejeté en périphérie, entraînant les trois, cinq, dix et même parfois douze noyaux que contient désormais le protocyste (cfr. Pl. 6, fig. A). Devenu obpiriforme ou subsphérique, ce dernier semble un organe fini ou tout au moins devenu biologiquement inerte. Sa membrane s'est au reste indurée et, dans certains cas, épaissie jusqu'à 1 μ, en tunique à double contour que le Rouge Congo colore vivement. Quant à sa taille, variable dans une large mesure, celle-ci reste grande et peut s'estimer en moyenne à 50-120 μ de long.

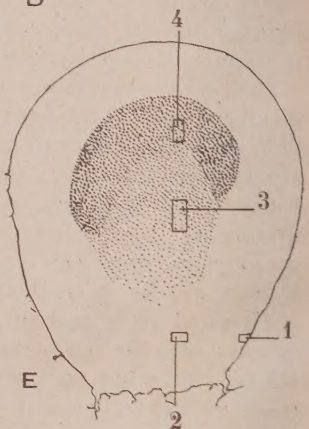
Le profil obpiriforme, plus ou moins altéré, domine chez les protocystes de la base du primordium où ils s'enchevêtrent sans aucun ordre en parenchyme chaotique, cimenté par l'entrelac filamenteux initial. Ailleurs ils deviennent plus dressés-ascendants, accolés en parenchyme régulier et leur contour se renfle jusqu'à devenir, dans la région axiale du fruit, presque globuleux et donner des sortes de gros sphérocystes tuniqués.

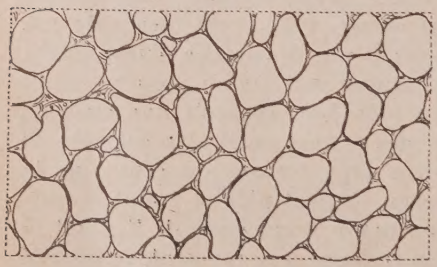
Fait d'un assemblage d'hyphes et de protocystes abrité sous un léger voile protenchymatique filamenteux, tel est donc en définitive ce primordium de *Torrendia*. Malgré le manque de stades plus jeunes, ce qu'il est présentement permet d'avancer sans erreur qu'il n'a pas toujours possédé son organisation dimorphe. Il est clair en effet, d'après la position même des protocystes, que ces organes acrogènes sont postérieurs aux hyphes qui les portent et qu'un stade filamenteux pur, dont le revêtement est le vestige, a nécessairement précédé la phase vésiculeuse actuelle. La structure initiale de ce primordium a donc été déjà modifiée par une première métamorphose mais, comme elle s'est généralisée à toute sa masse, voile exclu bien entendu, l'ensemble conserve jusqu'à présent une apparence d'uniformité.

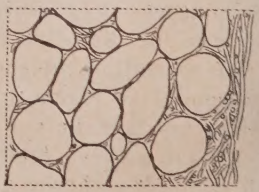
Si maintenant on quitte ce premier état connu pour un sujet de 6 mm. de diamètre un peu plus âgé, apparaît une ébauche de différenciation interne. Sur des coupes verticales colorées, le changement se révèle à la teinte plus accusée du centre de la section, qui tranche sur un cerne cortical pâle et trahit la présence d'un nucléus filamenteux dense à cet endroit. Il s'agit là d'un véritable embryon qui, encore jeune à ce moment, va bientôt se développer pendant que la zone périphérique demeurera inerte











B A

Pl. 2. — *Torrendia pulchella* au stade de la différenciation de l'embryon. — A : Partie superficielle de la base du voile général montrant le revêtement protenchymatique et les hyphes qui s'en dégagent et enserrent les protocystes primaires. B : Région centrale de la base du même voile : protocystes primaires inordinés et réseau protenchymatique. C : Partie inférieure du jeune stipe : le développement des hyphes génératrices dissocie les protocystes primaires et s'accuse du bas vers le haut. D : Partie supérieure de l'embryon : protocystes primaires sphériques isolés dans les hyphes génératrices, qui les entourent de terminaisons convergentes. E : Coupe verticale du spécimen où sont prises les figures précédentes : en **1**, **2**, **3** et **4**, emplacements respectifs de A, B, C et D. (A à D × 200; E × 7).

et constituera le voile général protecteur que l'on trouve sur l'adulte où il forme la volve. Le nucléus central, grossièrement arrondi, laisse lui-même distinguer dans son étendue une zone supérieure en épais croissant couché, plus teintée, qui situe déjà la gleba, et une région pédiculaire emboîtée sous elle mais plus pâle, dont la partie inférieure se perd dans la base du primordium.

Cette nouvelle organisation nous fait assister à une phase capitale de l'embryologie du *Torrendia*. Au stade précédent, nous avons étudié une formation d'extrême début que l'on peut appeler le *primordium élémentaire*. Cependant, quoique primordium, celui-ci n'est pas un embryon et, en dehors du voile général qui en sera un reliquat sur l'adulte, il ne représente pas lui-même le futur carpophore. Il en sera seulement la matrice et l'abri, car la fructification naîtra de lui et dans son sein, mais elle sera faite d'éléments nouveaux, à la génération desquels nous assistons au même titre qu'à une nouvelle naissance du *Torrendia*.

La vacuolisation et la dégénérescence cytoplasmique de la plupart des éléments du primordium élémentaire pouvaient en fin de compte laisser l'impression d'un épuisement général. Or, après cette période d'accalmie les hyphes protenchymatiques retrouvent soudain une extrême activité et se mettent à proliférer avec la plus généreuse abondance dans toute la partie centrale du corps fongique. Au sein des tissus primordiaux, germe maintenant une végétation nourrie et envahissante d'*hyphes génératrices* auxquelles va appartenir d'élaborer le carpophore. Elles se font jour de tous côtés vaguement verticales dans la région pédiculaire, plus confuses au niveau de la future gleba, et rappellent beaucoup par leur aspect les jeunes hyphes protenchymatiques. A leur image, ce sont des filaments grêles articulés, binucléés, bouclés et à épaississements basophiles constants, le plus souvent volumineux. La seule différence notable est la présence de grosses inclusions basophiles dans leur cytoplasme, inclusions que l'on verra s'effacer en baguettes bactériformes ou disparaître à mesure de l'évolution du champignon et qui, par là, semblent répondre à des substances de réserve utilisées au cours de la sporulation.

Les hyphes nouvelles se glissent entre les protocystes primaires à côté des éléments anciens du réseau filamenteux initial mais leur multiplication l'emporte vite sur le peu d'espace dont

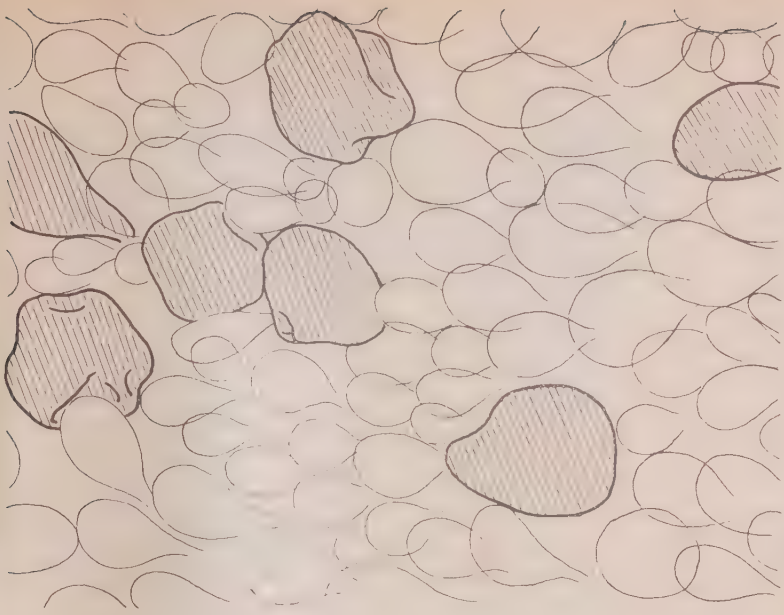
elles disposent: aussi le réseau s'épaissit. Comme leur nombre s'accroît sans arrêt, l'épaisseur devient bientôt si importante qu'elle écarte puis dissocie les protocystes, au point d'effacer toute notion de parenchyme. Finalement, dans les régions supérieures de l'embryon, la situation devient telle que ces grosses vésicules sont arrachées de leur pédicelle et emportées à la manière de corps étrangers dans l'épais feutrage qui s'augmente sans cesse (Pl. 2 et 3).

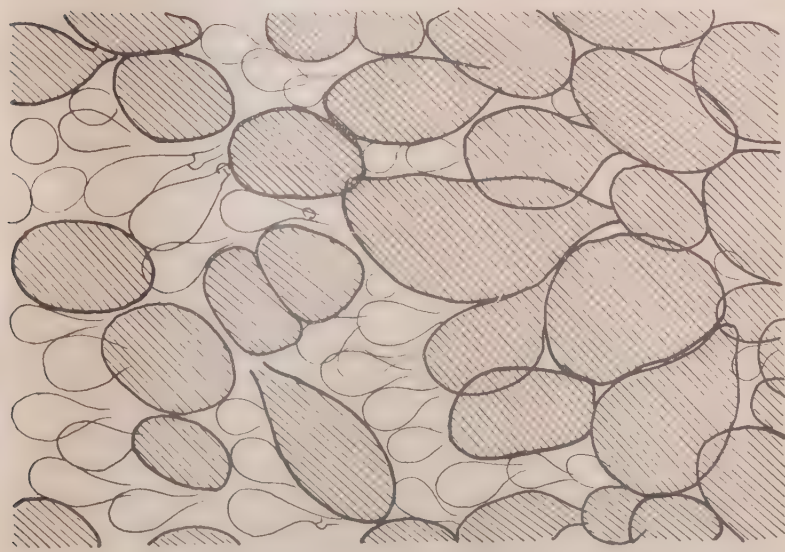
Ainsi donc, en première analyse, l'apparition des hyphes génératrices de l'embryon a pour effet d'anéantir, en tant que communauté histologique, le pseudoparenchyme initial formant le centre du primordium.

Ce processus n'aurait en soi rien de nouveau et pourrait se comparer à celui qui préside à l'origine du périthèce de bien des Ascomycètes inférieurs, s'il ne s'accompagnait de particularités curieuses à plus d'un titre. Dans le stroma des Ascomycètes en effet, la dissociation des parenchymes se complète d'une résorbtion qui creuse la cavité ascigène. Chez le *Torrendia* au contraire, les protocystes primaires échappent à toute lyse et, avec leur paroi résistante, vont persister jusque sur l'adulte. Toutefois, et à raison même de leur induration pariétale et de la dégradation cytoplasmique qui l'accompagne, pourrait-on y voir des enclaves mortes, au rôle désormais terminé, alors que la suite des faits montre qu'il n'en est rien.

Déjà au stade actuel, encore bien jeune, les hyphes génératrices de l'embryon n'entourent pas de façon quelconque les protocystes emprisonnés dans leur masse. Autour de chacun d'eux, leur entrelac estompe une sorte de coque un peu plus dense dont les éléments envoient dans la direction de ce protocyste de courtes terminaisons rectilignes organisées en palissade convergente. Si bien que le protocyste est finalement enfermé dans un locule clos à paroi hyméniforme, dont il occupe exactement la cavité.

Le développement général de l'embryon est basipète, aussi le phénomène ci-dessus atteint-il son maximum d'expression à la partie supérieure, notamment dans toute l'étendue de la jeune gleba. Dans cette région, les terminaisons palissadiques, bien rangées côte à côte, dessinent autour des protocystes des figures régulières. Quoique toujours manifeste dans le stipe, cette disposition s'efface néanmoins à mesure que l'on s'approche de sa





Pl. 3. — *Torrendia pulchella*. — A : Partie inférieure du jeune stipe après gonflement des protocystes secondaires; protocystes primaires (hachurés) bosselés et dissociés. B : Même stipe pris un peu plus haut : protocystes primaires très épars, protocystes secondaires dominants et nettement fastigiés (× 350). — N. B. Les hyphes filamenteuses ne sont pas figurées.

**

base où elle finit par disparaître. Du haut vers le bas de l'organe, les terminaisons rectilignes se raccourcissent, prennent un aspect plus bourgeonnant, plus banal, moins nettement convergent et l'enveloppement des hyphes passe par degrés à une disposition moins caractérisée qui rejoint finalement celle de la masse générale. Au bas du stipe rien ne s'observe plus et les hyphes génératrices frôlent les protocystes sans que leur course en soit modifiée (Pl. 2, fig. D; Pl. 3, fig. B; Pl. 4, fig. A à C).

Malgré cette atténuation toute locale, il n'en reste pas moins que, dans toute l'étendue de l'embryon, les protocystes primaires détachés de leur pédicelle, isolés dans le feutrage générateur, et à peu près vides de tout contenu, exercent une action polarisatrice singulière vis-à-vis des hyphes avoisinantes. Par là même ils jouent dans la formation des logettes, dont les locules de la jeune gleba sont les amorces, un rôle morphogénétique déterminant dont les causes nous échappent mais qui ne doit pas être oublié car il sera plus loin un précieux indice.

Chez des sujets plus âgés encore que celui considéré ici, l'aspect extérieur ne s'est modifié que dans la taille un peu plus grande des spécimens (7-8 mm. diam.) mais, à l'intérieur, la différence s'est accusée. Le stipe se dessine comme un court pilier central renflé en son milieu et la gléba, nettement piléiforme, mieux délimitée aussi, montre des traces manifestes de logettes. Or, dans le même temps que ces organes évoluaient, un phénomène de vésiculisation a fait vivre à l'embryon des moments analogues à ceux traversés par le primordium élémentaire à ses débuts.

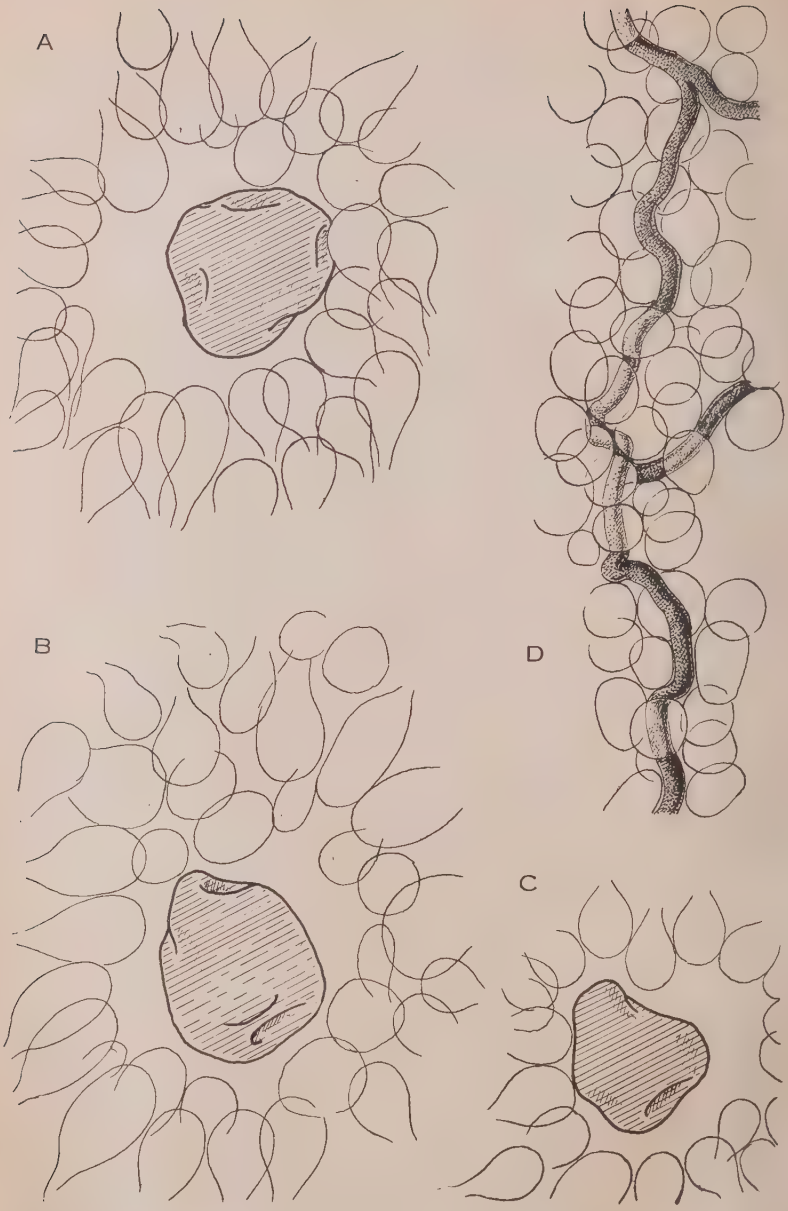
Rappelons en effet que le très jeune champignon avait débuté en peloton filamenteux binucléé, qu'une phase à dominance celluleuse polynucléée avait remplacé avec l'apparition des protocystes primaires. Celle-ci s'était elle-même effacée devant l'arrivée des hyphes génératrices qui avaient réintroduit dans l'histoire de l'embryon une phase filamenteuse binucléée. Or, et par une curieuse répétition des faits, ces hyphes génératrices vont donner à leur tour des protocystes de seconde génération (*protocystes secondaires*), faisant ainsi réapparaître finalement une phase à dominance celluleuse-polynucléée. Il y aura seulement lieu de distinguer à ce moment ce qui se passe dans la moitié inférieure de l'embryon (stipe) de ce qui se produit à sa partie supérieure (gleba) où les choses évolueront vers la sporulation.

De fait, après une période d'active multiplication, les hyphes génératrices du jeune stipe produisent à l'extrémité de leurs rameaux des protocystes d'abord discrets, mais qu'une vacuolisation assez accentuée rend bientôt visibles. Ce sont les *protocystes secondaires*, tout à fait semblables aux protocystes primaires et, comme eux, dicaryotiques puis polynucléés à 3-12 noyaux (Pl. 6, fig. A). Leur apparition est uniforme dans toute l'étendue de l'organe et le phénomène n'exempte pas les terminaisons convergentes des locules. Comme les autres, elles se transforment en protocystes secondaires polynucléés, élargissant par leur gonflement la cavité initiale où flotte désormais le protocyste primaire auquel elles forment un entourage, non pas hyméniforme, mais celluleux (Pl. 4, fig. A, B et C).

Quoique ressemblant à tous égards à leurs prédécesseurs, les protocystes secondaires se gonflent moins : ils restent piriformes, n'épaississent jamais leurs parois et, tant que le fruit est clos, se maintiennent à une taille plutôt réduite (30-60 × 20-40 μ). Dressés les uns contre les autres et accolés sans compression, ils restituent à cette partie du fruit l'apparence celluleuse qu'on trouvait chez le primordium élémentaire mais en plus menu et fastigié (Pl. 3, fig. B). Entr'eux, et à la manière des hyphes protenchymatiques, circule un lacis d'hyphes génératrices qui complète l'analogie.

La brusque disparition de cette structure à dominance vésiculeuse, marque au sommet la fin du stipe. On aborde alors la gleba où le feutrage des hyphes génératrices densément enchevêtrées gouverne à son tour l'histologie de cette partie de la plante, en pourtour de laquelle les plus périphériques esquissent un mince endopéridium couché. Au-dessus domine le gros parenchyme initial du voile général (primordium élémentaire).

Dans ce feutrage destiné à devenir fertile, sont englobés comme nous l'avons dit de nombreux protocystes primaires autour desquels se sont ébauchés des locules. Tous ne vont pas évoluer en logette basidifères car, en périphérie, et surtout vers la partie inférieure touchant au stipe, la gleba reste stérile; ce qui permet d'observer des passages du plus haut intérêt. Tout d'abord, dans ces locules périphériques, les éléments palissadiques évoluent en protocystes banaux : ils se vident de la majeure partie de leur contenu et se renflent. Toutefois ils restent petits, cylindracés ou clavés, étroitement accolés l'un à l'autre, et dessinent



Pl. 4. — *Torrendia pulchella*. — A, B, C : Jeune stipe; trois locules formés par la convergence de protocystes secondaires autour d'un protocyste primaire central (hachuré). D : Un laticifère pris dans ce même stipe (× 350).

autour de leur protocyste central des « rosettes » fournies et passablement régulières. Mais, fait plus notable encore que ces modifications morphologiques, ces cellules correspondantes exactes des protocystes secondaires du stipe — demeurent *binucléées* au lieu de subir comme eux des partitions nucléaires incohérentes (Pl. 5, fig. A-C). Et cette persistance du dicaryon intact, non seulement s'observe chez elles, mais va désormais se retrouver dans toutes les formations analogues de la gleba. Certes nous sommes toujours en présence de cellules sexuellement infonctionnelles et même en partie dégénérantes, mais il est manifeste que la dégradation protocystique s'y est sensiblement atténuée puisque le dicaryon y retrouve sa cohésion primitive.

De toute évidence, l'écart entre les protocystes — primaires ou secondaires — et les basides toutes proches, vient de se réduire de façon sensible. Les logettes proprement dites ne sont plus loin et, même dans cette périphérie où nous sommes encore, des signes avant-coureurs les annoncent. En effet, çà et là quelques rosettes s'élargissent et se creusent en cavités circulaires à paroi hyméniforme, quoique stérile, et des anomalies symptomatiques apparaissent. Ainsi, par une sorte d'essai infructueux caricaturant une sporulation, certaines cellules pariétales émettent un long tube où s'engage aveuglément le dicaryon (Pl. 6, fig. B), ou, au lieu d'un tube unique, se couronnent de deux ou trois courts prolongements terminés par un gros corps sporiforme, à la manière de basides vaines. Et même, quoique plus rarement, on rencontre des logettes composites dont un secteur fournit des basides sporulantes alors que le reste demeure stérile. Ce sont là, on le voit, des exemples révélateurs de la progression dont nous suivons depuis un instant les étapes et qui nous montre l'indiscutable lien unissant les protocystes primaires ou secondaires — aux cellules stériles des rosettes et finalement aux basides proprement dites.

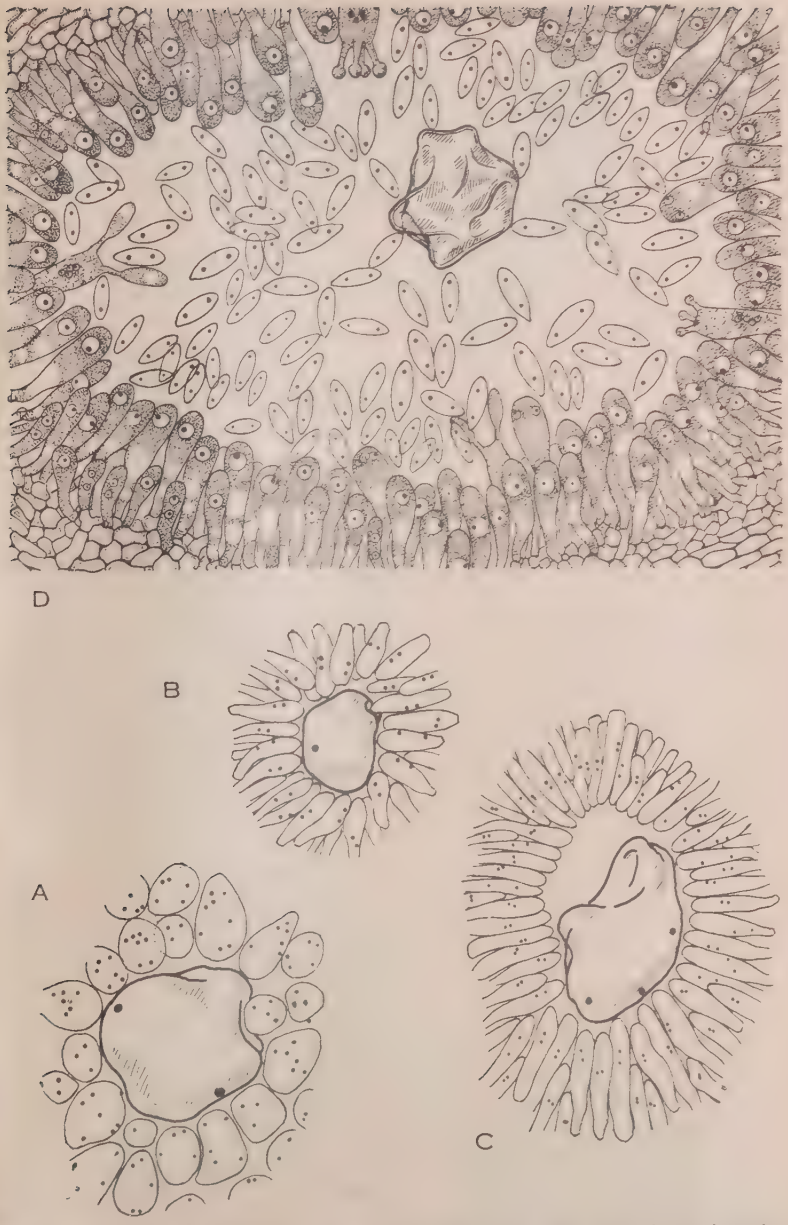
Ces transitions si instructives s'entremêlent dans la région corticale de la gleba formant endopéridium mais, si peu que l'on pénètre vers l'intérieur on atteint immédiatement aux logettes fertiles. Même jeunes, celles-ci se reconnaissent à la densité cytoplasmique de leurs cellules pariétales, toutes binucléées et alignées en palissade serrée. Au centre, suspendu dans un liquide muqueux, persiste naturellement le protocyste primaire

polarisateur qui va se comprimer, se bossuer, s'aplatir mais qu'on retrouvera inévitablement chez l'adulte, comme une enclave insolite, au milieu de la masse des spores (Pl. 5, fig. D).

Les logettes, au début circulaires, sont de structure simple. Elles se composent d'un entrelac, formant coque, d'hyphes génératrices ramifiées qui engendrent vers l'intérieur un hyménium de basidioles. D'abord petites et lâchement disséminées dans le feutrage général, ces logettes augmentent de volume par intercalation continue de nouveaux éléments dans leur hyménium. Il s'ensuit une distension de la coque environnante dont les filaments s'étirent tangentiellement en position péricline régulière et de plus en plus marquée à mesure que le champignon évolue vers la maturité. Du dedans vers le dehors, la logette adulte est alors constituée d'un hyménium basidien supporté par un sous-hyménium celluleux-rameux reposant sur une « trame » devenue régulière, mais primitivement emmêlée, dont il est lui-même issu.

A force de s'accroître, les logettes se touchent puis se gênent réciproquement, d'où des pressions mutuelles où leur sphéricité première s'altère quelque peu. Sauf dans l'arrondi de leurs angles elles se font alors largement dos à dos et le tissu matriciel intermédiaire, à force d'être étiré ou comprimé, a fini par s'organiser autour d'elles en « cloisons » communes à « trame » régulière, ou un peu confuse dans ses parties les plus épaisses. Mais il est important de souligner que cette architecture n'est en aucune façon originelle. C'est une disposition secondaire fortuite, adoptée par un entrelac primitivement confus, sous l'influence de sollicitations mécaniques, et nullement une construction vraie à l'ontologie précise et définie, comparable à celle de la trame des lames d'Agarics ou des logettes des Angiocarpes supérieurs. Rappelons-le, chaque logette, au début centrée sur elle-même au sein d'un plexus indifférencié, s'organise là où le hasard a placé un protocyste primaire, et ses relations avec ses voisines relèvent de faits aveugles et accidentels où il nous semblerait vain de chercher à découvrir un plan ontologique quelconque.

L'hyménium des logettes est uniquement formé de basides dont l'histoire n'offre rien de particulier. Ce sont des cellules cylindracées, vite claviformes, qui atteignent à maturité 24-30 × 8-10 µ. Typiquement tétraspores, quoique souvent aussi bi- ou tri-spores, elles se couronnent de gros stérigmates obtus, rigides, cylindracés et assez courts, que terminent des spores de 13-17 × 5-7 µ, elliptiques-allongées, hyalines, lisses, munies



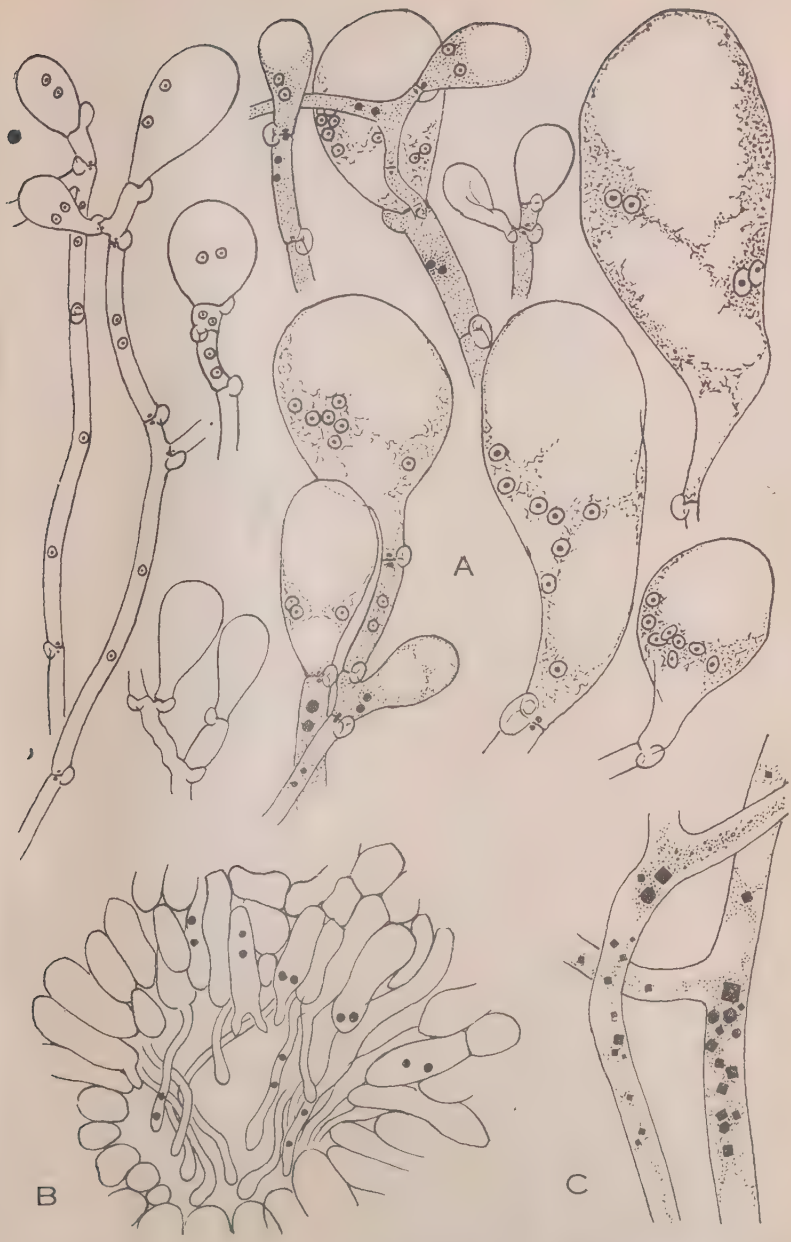
Pl. 5. — *Torrendia pulchella*. — A : Une rosette encore très irrégulière et à protocystes secondaires *polynucleés*, prise dans le haut du stipe. B et C : Deux rosettes régulières formées de protocystes basidiformes et *binucleés*, prises en périphérie de la gleba dans sa zone de jonction au stipe. D : Une « logette » de la gleba au début de la sporulation; noter le gros protocyste primaire prisonnier dans la cavité agrandie (× 600).

d'un gros hile basilaire et bourrées de globules graisseux. Bien que de développement axial, comme toutes spores d'Angiocarpes (38, 39), elles subissent *in extremis* une légère déformation de leur sommet qui se courbe vers l'extérieur en une position peu habituelle et leur fait perdre ainsi leur symétrie primitive (Pl. 7, fig. H, I, J).

Selon le processus classique, la jeune baside reçoit un dicaryon bientôt uni en un gros noyau de fusion qui gagne la partie supérieure de l'organe où s'est rassemblé un cytoplasme particulièrement dense. Là, pendant que des enclaves graisseuses s'élaborent dans son entourage, ce noyau subit deux mitoses transverses successives et les quatre noyau-fils descendent au fond de la baside. Quand les stérigmates sont formés et que les spores se développent, ils remontent dans un cytoplasme à structure réticulée et, après être restés groupés au cours de leur ascension, se séparent au sommet pour se placer sous leurs stérigmates respectifs. Ils pénètrent ensuite dans la spore où une troisième mitose intervient immédiatement; si bien que la jeune basidiospore est dotée de deux noyaux qui s'immobilisent à chacun de ses pôles où ils achèvent de s'organiser et de grossir (Pl. 7, fig. B à E).

A ce stade, la spore n'a pas encore toute sa taille, et son cytoplasme fin et homogène puis réticulé (Pl. 7, fig. F, G), ne montre encore aucune enclave. Bientôt cependant de fines gouttelettes oléagineuses s'y montrent, augmentent de volume, confluent en deux ou trois grosses masses arrondies et occupent finalement la plus grande partie de la cavité sporale. Ceci ne va pas sans quelques bouleversements de l'ordre primitif et souvent l'un des noyaux — presque toujours celui du bas — se trouve soulevé par une gouttelette développée sous lui et ramené vers le centre de la spore dans une position plus banale qu'à l'origine (Pl. 7, fig. H).

Après avoir sporulé, les basides vides se gélifient en déversant un léger mucus dans la cavité de la logette. Ni abondant ni très consistant, celui-ci suffit à maintenir en suspension les spores mûres libérées, avec lesquelles il forme chez la plante bien fraîche une épaisse émulsion opaline qui sourd à la section et dont Bresadola avait fait jadis un « latex ». Dès 1908, Torrend en avait dénoncé la vraie nature (57, p. 182) et l'on voit que, malgré ses laticifères incontestables, le *Torrendia* n'est pas en définitive un champignon à latex vrai et apparent.



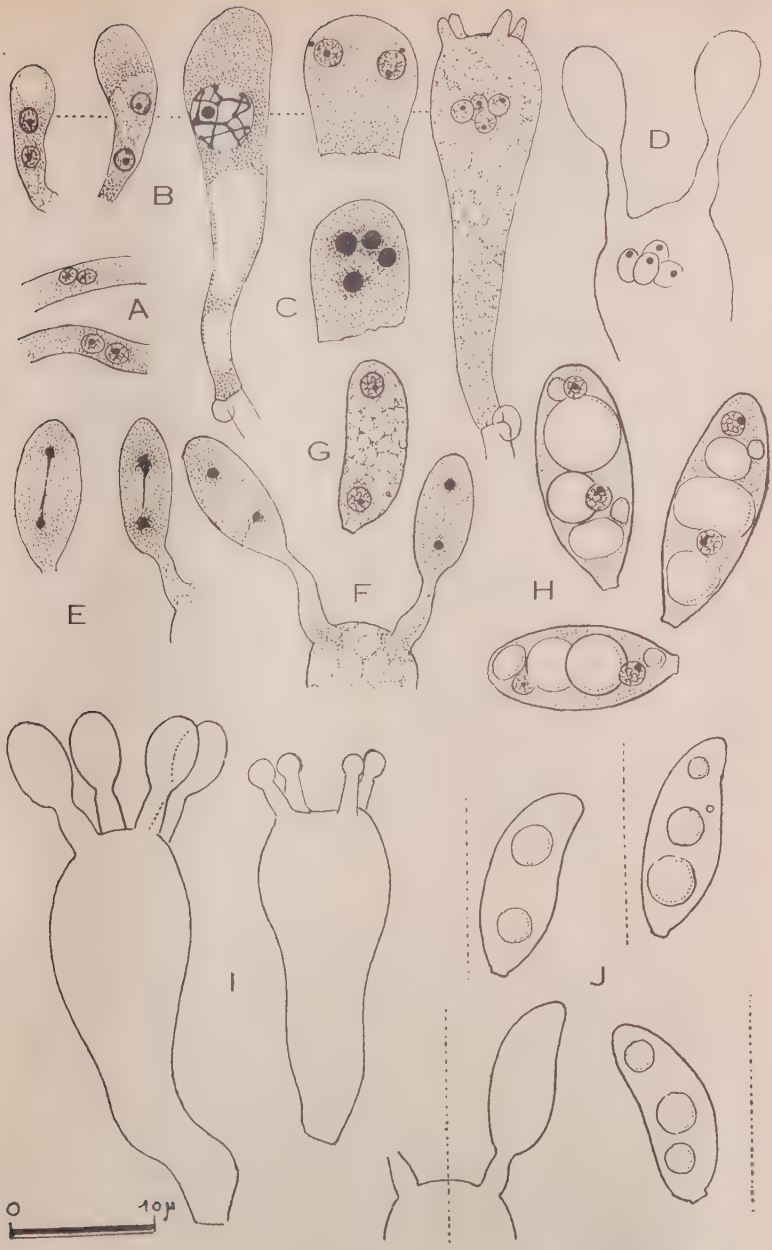
Pl. 6. — *Torrendia pulchella.* — A : Hyphes génératrices et protocystes secondaires à divers âges (ces figures étant valables pour les hyphes protenchymatiques et les protocystes primaires). B : Rosette de la périphérie de la gleba montrant la prolifération, parfois stérigmatiforme, de ses éléments. C : Deux laticifères âgés avec nombreux cristalloïdes (× 750).

***

Pendant que se constituaient les logettes, les hyphes génératrices du feutrage matriciel de la gleba ne sont pas restées sans subir de leur côté des modifications sensibles. La production des basides a épuisé leur contenu, aussi beaucoup ne renferment-elles plus qu'un cytoplasme clair d'où les inclusions basophiles ont disparu. Seuls persistent aux cloisons les gros synapses qui criblent littéralement ce tissu et rendent souvent difficile la recherche des noyaux dont ils retiennent les mêmes colorants.

Quelques-unes se sont aussi renflées çà et là mais l'événement le plus marquant a été l'apparition de toute une poussée de protocystes secondaires comparables à ceux du stipe. Le résultat n'est pourtant pas le même du point de vue histologique, non seulement du fait que ces vésicules sont ici binucléées, mais surtout parce qu'elles sont beaucoup moins volumineuses et ne font pas dominer l'aspect celluleux d'une manière aussi flagrante que dans le stipe ou le primordium élémentaire. D'ailleurs dans la trame même des logettes elles restent peu nombreuses et se voient surtout en périphérie. Il n'en reste pas moins que le feutrage matriciel de la gleba, distendu ou comprimé par l'accroissement des logettes, modifié et rendu partiellement celluleux par les protocystes de dernière heure et encombré même de « rosettes » plus ou moins avortées jusque dans la partie centrale de cette gleba, n'est plus utilement analysable bien que rigoureusement homologue, dans son principe, au stipe ou au primordium élémentaire.

Peu à peu le fruit a grossi, a mûri, est devenu obpiriforme et a finalement atteint le stade de pré-maturité décrit et figuré au début de cet article (Pl. I, fig. B). Seulement sa structure, son anatomie, nous sont maintenant connues et nous pouvons mieux le comprendre. Nous savons en particulier que son voile général, en plus du mince revêtement protenchymatique initial qui persiste encore plus ou moins, est constitué par la partie périphérique du primordium élémentaire que nous avons vu se séparer lors de la formation de l'embryon. Cette partie a d'ailleurs conservé sa structure à gros protocystes primaires arrondis, fermement cohérents, enlacés d'hyphes protenchymatiques vieillies. Par sa base il enserre la partie inférieure du stipe qu'on distingue à sa disposition fastigiée formée de petits éléments piriformes et creusée de locules stériles. Quant à la gleba, dont nous venons de faire l'analyse, son mince péridium filamenteux,



Pl. 7. — *Torrendia pulchella*. — A : Dicaryons dans les hyphes sous-hyméniales. B : Basides à divers stades d'évolution nucléaire. C : Sommet d'une baside avec ses quatre noyaux définitifs venant de se constituer. D : Aspect des basidiospores, juste avant la pénétration du noyau. E : Télophase de troisième mitose dans deux jeunes spores. F : Jeunes spores binucléées. G : Jeune spore libre avant la formation des globules graisseux. H : Spores mûres (remarquer le noyau inférieur déplacé). I : Basides tétraspores normales. J : Spores mûres montrant l'incurvation externe du sommet par rapport à l'axe de la baside figuré en pointillé (× 2000, environ).

renforcé de rosettes stériles et de petits protocystes, l'isole facilement des tissus environnants.

Cette architecture de pré-maturité où tout est désormais construit, va être ébranlé par un ultime mouvement de déhiscence. Quand le moment en est venu, les protocystes secondaires du stipe deviennent en effet le siège d'une brusque turgescence dont la conséquence est d'élargir un peu leur diamètre mais surtout de les allonger d'une manière considérable. Plus larges, ils s'accolent en donnant plus de rigidité au stipe et, en même temps, leur étirement multiplie la taille de ce dernier par quatre ou cinq fois ce qu'elle était jusque là. Il s'ensuit sous la gleba une violente poussée verticale qui provoque la rupture du voile général et permet la libre sortie du pédicelle. Le primordium n'étant jamais bien enfoncé, la gleba se trouve alors portée hors du sol, dominant le pédicule dans cette attitude agaricoïde caractéristique du *Torrendia pulchella* mûr.

Contrairement à beaucoup d'autres Gastéromycètes érectiles : *Tylostoma, Battarraea, Dictyocephalus, Queletia,* le tissu fertile ne subit aucune diffluence et l'endopéridium ne s'ouvre pas. Sa surface se dessèche seulement un peu en se marquant d'un léger réseau dû à l'affaissement interne des « cloisons » des logettes mais la gleba demeure ferme et close. Bientôt même elle se détache de son stipe, tombe à terre et s'y enfouit pour se décomposer ou devenir la proie des rongeurs ou des insectes.

L'histoire du *Torrendia pulchella* est alors terminée.

***

L'analyse que l'on vient de lire, bien que rapide, a permis d'inscrire au compte du *Torrendia pulchella* une somme de connaissances nouvelles qui permet d'avoir désormais une vue plus complète qu'auparavant sur ce singulier champignon.

Dans les limites de l'espèce étudiée, ces acquisitions sont déjà loin d'apparaître négligeables mais, si l'on regarde au-delà de ce cadre restreint pour envisager leur répercussion dans le domaine de la morphogénie générale des Gastéromycètes, elles revêtent un intérêt plus grand encore par les éclaircissements qu'elles apportent sur certains points encore obscurs de l'évolution des Basidiomycètes angiocarpes.

Certainement il n'a pas échappé combien le *Torrendia,* sous son apparente complexité organique, cachait une nature en

réalité profondément rudimentaire et primitive. Or, en même temps, ce champignon si simple bénéficie d'une constitution ambiguë où les traces du passé se mélangent aux signes d'avenir, en un inachevé propice qui permet de saisir, en quelque sorte sur le vif de leur évolution, des passages ontogéniques dont il est nécessaire de souligner et de commenter l'importance.

En élaguant l'accessoire, la structure fondamentale du *Torrendia* apparaît d'une simplicité extrême puisqu'elle se ramène en dernière analyse à un banal entrelac filamenteux indifférencié, bourré de protocystes. Hormis l'hyménium des logettes, chaque parcelle du carpophore, où qu'on la prélève, se trouve invariablement faite d'une intime association de ces deux catégories d'éléments - hyphes et protocystes — enchevêtrés sans ordre ni plan. Les organes qui en naissent, à les bien interpréter, sont eux-mêmes factices, en ce sens qu'ils ne résultent pas de constructions anatomiques propres, sinon de modifications locales empruntant sur des tissus déjà constitués; ce qui laisse intact le principe fondamental de l'organisation de la plante. La volve, le stipe, l'endopéridium, le pseudo-piléus, sont exactement faits de matériaux semblables, semblablement assemblés et, si dans la volve les protocystes deviennent volumineux et inertes, s'ils s'allongent sur le tard dans le stipe ou restent petits dans la trame de la gleba, il est clair que ceci est secondaire et n'altère en rien le dispositif principiel de l'ensemble.

Par ailleurs, on a pu passer avec toutes les transitions désirables, des protocystes secondaires aux basides fonctionnelles et constater en même temps l'exacte identité de ces mêmes protocystes secondaires avec les protocystes primaires de génération antérieure. Il est donc logique, en fin de compte, de conclure que le *Torrendia*, considéré dans son principe, est un peloton mycélien indifférencié, parsemé dans toute son étendue de formations cellulaires *à potentialité basidienne manifeste*, quoique plus ou moins exprimée. Or, chez les Gastéromycètes, cette disposition définit très exactement le groupe des *Plectobasidiés* dans lequel tout concourt à faire entrer le *Torrendia pulchella*, si l'on accorde à sa structure fondamentale la valeur qui lui revient. Ce qui n'empêche pas de sentir tout le paradoxe d'une situation où l'on voit un champignon indiscutablement hyménobasidié quant à sa zone fertile, demeurer non moins nettement plectobasidié dans le reste de sa masse, c'est-à-dire la majeure partie de lui-même.

Le moment qui permet le mieux d'apprécier, à l'état pur, cette disposition plectobasidiée du *Torrendia*, est celui du primordium élémentaire achevé quand, après avoir été un simple peloton filamenteux, le jeune champignon a élaboré ses protocystes primaires. C'est alors une trame plectobasidiée parfaite, limitée par un mince voile protenchymatique filamenteux mal défini, qui constitue toute son organisation. Évidemment, on peut objecter que c'est un primordium, autrement dit un stade inachevé, passager, dont la structure forcément simple ne saurait permettre de définir celle du futur carpophore. Cependant, à voir les choses de plus près, ce n'est pas un primordium banal. A tout le moins, est-ce une formation distincte de ce que l'on appelle ainsi chez les Agaricales et nombre d'Angiocarpes, du fait même des protocystes qu'il renferme. Connaissant la potentialité de ces derniers, nous ne pouvons plus voir en effet dans ce primordium une simple ébauche végétative, mais bien un fruit complet et *théoriquement possible* puisqu'il possède un péridium, une trame et des basides. Certes, sa fertilité de principe ne s'exprime-t-elle pas et il avorte régulièrement; cependant, au stade dicaryotique de ses protocystes jeunes et avant que n'apparaissent chez eux les stigmates de leur dégradation, rien n'engage – rien n'autorise même — à le distinguer d'une gleba plectobasidiée normale comme celle d'un *Tylostoma*, ou mieux encore d'un *Glischroderma* auquel il ressemble par sa simplicité organique.

C'est pourquoi, en dépit des futures logettes et de leur hyménium, est-on à ce moment fondé, et même obligé, à voir dans ce primordium élémentaire du *Torrendia pulchella*, non pas une ébauche de carpophore, mais bien *un fruit plectobasidié, complet en soi, dont l'évolution sexuelle a tourné court*.

Avorté, ce fruit n'est pas mort. Cependant, tout aboutissement sexuel lui étant interdit dans l'immédiat, il ne lui reste pour se continuer que la voie végétative, dans laquelle il s'engage. Réalisant au moyen de ses hyphes protenchymatiques encore actives une sorte de *parthénogénèse*, il se renouvelle par son centre en bourgeonnant un nouveau peloton filamenteux semblable à ce qu'il était à l'origine et qui, bientôt, se charge à son tour de terminaisons basidioïdes dont la destinée, pour certaines, sera meilleure qu'au stade précédent.

Aussi curieuse que la chose soit, il arrive donc un moment où le *Torrendia* est en somme constitué de deux fruits plectoba-

sidiés identiques, emboîtés l'un dans l'autre. L'extérieur, en même temps le plus ancien, forme voile général et protège un fruit central, jeune et actif, qui va évoluer à la manière d'un embryon, subir des modifications organiques frustes, et donner le carpophore avec ses basides.

Construit sur le modèle du primordium élémentaire, ce fruit central est lui-même une simple gleba plectobasidiée. Cependant, une polarisation insolite y a groupé autour des anciens protocystes primaires qu'il englobe une partie des jeunes terminaisons basidioïdes et rompu çà et là l'homogénéité générale. Disposition nouvelle et remarquable d'ailleurs, pleine aussi de conséquences, mais qui ne porte en réalité que sur une très faible part de ces terminaisons et respecte, quantitativement, le principe plectobasidié. Telle qu'elle est en tout cas, cette nouvelle gleba ne va pas devenir partout fertile et déjà, par un phénomène qui répète ce que l'on a vu dans le primordium élémentaire, toute sa moitié inférieure va se trouver stérilisée. Les basides potentielles y dévieront donc vers la dégradation nucléaire pour devenir des protocystes secondaires, auxquels un rôle mécanique d'élongation et de support sera réservé : ce sera le stipe.

Dans sa partie supérieure où se constituera la gleba définitive, aura lieu par contre un phénomène tout autre. En premier lieu, toutes les terminaisons basidioïdes y demeureront dicaryotiques mais, fait beaucoup plus important, seules évolueront en basides fonctionnelles, celles qu'une polarisation préalable aura groupées autour des protocystes primaires. Les autres, éparses dans le lacis matriciel inordiné, et pourtant très nombreuses, resteront stériles à la manière de petits protocystes binucléés.

Cette épuration singulière, par laquelle les éléments reproducteurs épars dans la masse du fruit sont écartés de la fertilité au privilège d'un petit nombre d'entr'eux autrement disposés, nous fait assister à une phase cruciale de la morphogénèse des Gastéromycètes, phase au cours de laquelle un hyménium palissadique s'ordonne au sein d'un ensemble originellement diffus. En l'espèce, disons que le *Torrendia pulchella*, Gastéromycète à structure plectobasidiée, devient partiellement hyménobasidié au cours de son développement.

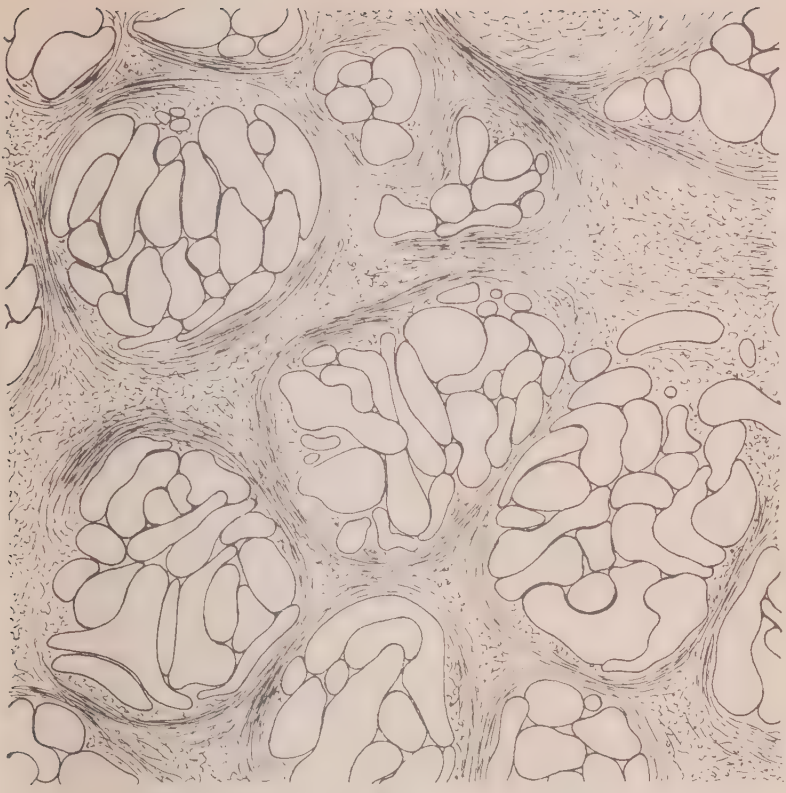
Nous voici donc en présence d'un champignon « à cheval » sur deux structures considérées jusqu'à présent comme incompatibles. Reste à savoir si ce cas est unique, anormal, négligeable,

ou si l'on est fondé à y voir au contraire un précieux jalon morphogénétique, stabilisé à mi-chemin de son évolution.

La réponse à cette interrogation ne peut être obtenue qu'en recherchant si d'autres structures, d'autres ontologies, se rapprochent assez de celle-ci pour lui constituer une suite logique, dans le sens qu'elle paraît amorcer d'une transition des Plectobasidiés vers les Hyménobasidiés. Or il existe effectivement des genres où l'embryologie de la gleba, quoique distincte de celle du *Torrendia*, offre d'indiscutables analogies qu'on ne saurait ignorer ni négliger; par exemple cette curieuse polarisation des basides autour d'une vésicule centrale stérile, avec figures en rosettes tout à fait semblables à celles que nous connaissons maintenant.

C'est le cas des *Sphaerobolus*, bien étudiés à ce point de vue par Walker (58). Chez eux, selon cet auteur, la très jeune gleba est un lacis filamenteux indifférencié dans lequel apparaît, là où se formera une logette, une terminaison clavée dicaryotique basidiforme dont le double noyau se fusionne. Puis l'organe avorte, se vacuolise, et devient une grosse vésicule subsphérique que Walker nomme, avec raison, « baside primaire ». Dans son entour immédiat naissent peu après des terminaisons semblables qui convergent vers elle en rosette régulière mais qui évoluent normalement en basides fertiles et forment le départ d'une logette hyméniée. Ajoutons seulement que la baside primaire n'est pas ici rigoureusement indispensable à la convergence des basides vraies, qui peuvent parfois se disposer en rosettes sans sa présence.

On ne peut nier que les faits ne soient ici suffisamment similaires à ceux observés chez le *Torrendia* pour que l'on puisse raisonnablement les mettre en parallèle; sans pour cela d'ailleurs se dissimuler les divergences qui les séparent. Ainsi, la baside primaire des *Sphaerobolus*, homologue du protocyste primaire du *Torrendia*, est presque contemporaine des basides vraies. Il n'y a donc plus rejet en deux générations distinctes — primaire et secondaire — des éléments polarisateurs d'une part et des basides fertiles d'autre part, ni renouvellement parthénogénétique du fruit. Ces deux époques ontologiques et les formations qui en découlent tendent au contraire à se contracter en une seule. En même temps, l'écart entre éléments stériles et fertiles s'amoindrit lui aussi puisque la baside primaire de Walker



Pl. 8. — *Astraeus hygrometricus*. — A : Portion de la gleba d'un jeune spécimen de 6,5 mm. de diamètre; îlots de basides primaires dans le feutrage matriciel qui s'organise autour d'eux en trame péricline (× 650). B : Aspects divers des basides primaires (× 1000).

****

s'élève jusqu'à la mixie, alors que les protocystes se dégradaient dans le sens opposé, en une hétérocaryophase manifeste (3). D'autre part, la présence de la cellule polarisatrice centrale apparaît moins impérative et, corollairement, l'ordonnance palissadique des basides tend à devenir chez elles spontanée et acquise. Enfin et surtout, ces formations hyménifères s'élaborent au sein d'un tissu matriciel entièrement purgé de tout élément basidioïde, c'est-à-dire dans un lacis filamenteux parfait, dont toute trace plectobasidiée, si elle a jadis existé, a désormais disparu.

Ces analogies et ces divergences présentent un intérêt manifeste. Il est clair en effet que si l'on considère le *Torrendia* comme un stade incomplet d'épuration plectobasidienne, les *Sphaerobolus* nous le montrent achevé bien qu'encore très voisin. Les protocystes de jadis s'avancent davantage vers la baside, la parthénogénèse se réduit à un simple décalage ontologique, les deux phases protocystique et basidienne se déroulent dans un même fruit, la disposition hyménienne tend à devenir spontanée et l'ensemble de la trame s'épure des éléments basidioïdes surnuméraires. La marche vers la disposition hyméniée totale s'affirme (4).

On peut suivre d'ailleurs plus loin encore ce processus évolutif. En effet d'autres Gastéromycètes : *Geaster, Leucogaster, Alpova*, etc..., montrent à l'origine de leurs logettes ou de leurs glomérules basidiens, des basides primaires qui se différencient spontanément dans un plexus filamenteux confus et s'organisent, sinon en rosettes parfaites, du moins en convergence qui les rappelle.

---

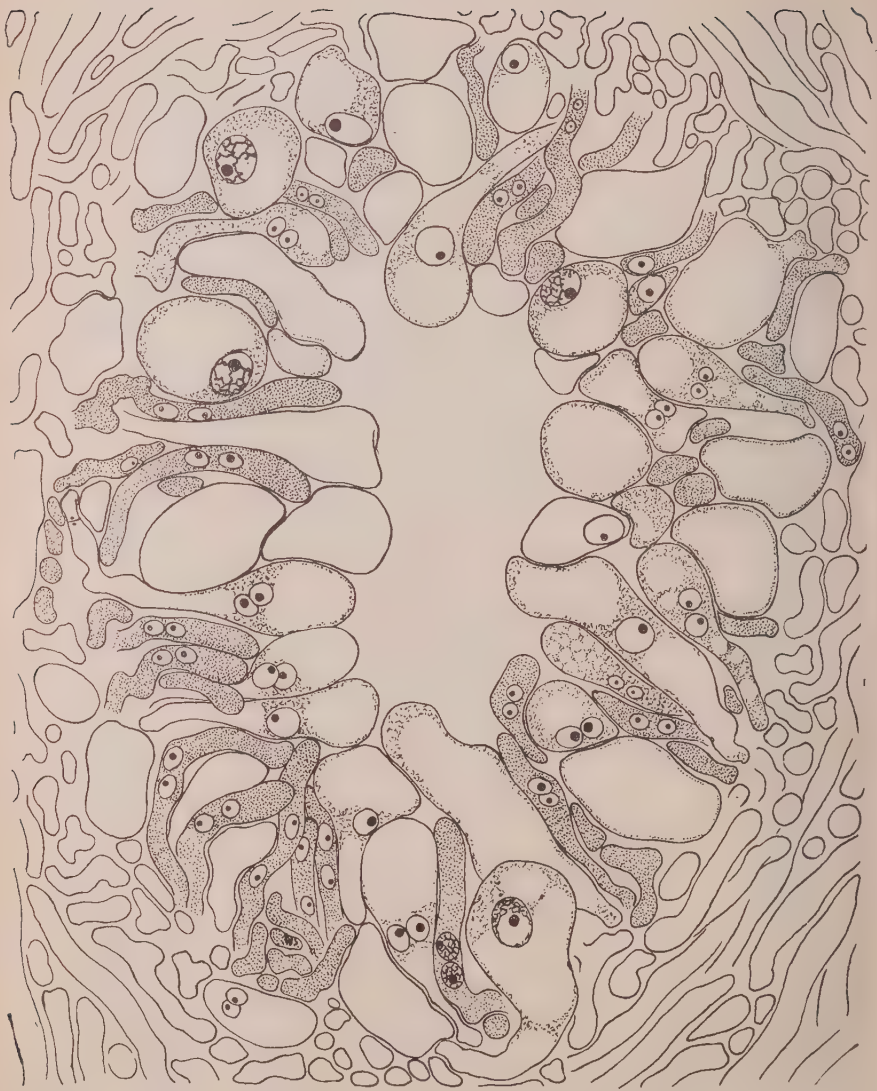
(3) Il est permis d'envisager que cette chute hétérocaryotique est peut-être à l'origine de la fructification *basidioconidienne* du *Lycoperdellon Torrendii* que nous avons décrite naguère avec R. Heim (23) et dont ce dernier a précisé ultérieurement les caractères (19). Privé de ses basides et n'ayant pu réaliser, comme le *Torrendia*, une parthénogénèse salvatrice, le champignon se serait maintenu par des conidies nées de sporophores sexuellement dégradés. Ce n'est évidemment là qu'une hypothèse mais rappelons toutefois, à ce propos, que C. W. Dodge a observé dans l'*Alpova cinnamomea* (5), des formations qui rappellent beaucoup les basidioconidies, et ceci précisément à l'origine des îlots fructifères, en mélange avec les basides primaires.

(4) Précisons que parmi les *Sphaerobolus*, seul le *Sph. iowensis* Walk. présente des rosettes basidiennes nettes alors que la gleba du *Sph. stellatus* Tode montre une disposition encore très confuse. On peut donc déjà relever à l'intérieur de ce petit genre l'indice d'une transition entre plecto- et hyménobasidiés. Cette particularité n'avait d'ailleurs pas échappé à Mrs. Walker mais, réduite à cet unique exemple, elle ne pouvait jusqu'ici suffire à des conclusions définitives. Le cas beaucoup plus net du *Torrendia* en confirme toutefois la valeur.

D'après nos recherches personnelles, la gleba de l'*Astraeus hygrometricus* débute en lacis homogène et compact d'hyphes binucléées et bouclées, abrité sous une épaisse couche péridiale encore homogène mais qui se différenciera peu à peu. Chez les sujets de 3 à 4 mm. de diamètre commence à apparaître à la périphérie de ce lacis, sous la couche péridiale et gagnant vers le centre, une série d'îlots celluleux clairs qui représentent les premières traces de la future fructification. D'apparence confuse, la structure de ces îlots répond pourtant à des groupements circulaires et assez réguliers de terminaisons basidioïdes binucléées, qui convergent en rosettes grossières où manque cependant la cellule polarisatrice centrale. Ces terminaisons s'affrontent donc par le sommet et, en grandissant, finissent par s'intriquer avec leurs vis-à-vis en se déformant réciproquement, d'où la confusion apparente de leur ensemble. Il n'y a donc pas, dans cette organisation et à ce stade, de cavité centrale perceptible, mais elle existe de façon virtuelle car on la verra plus tard s'ouvrir et devenir manifeste au moment où les locules s'accroîtront. En même temps le tissu matriciel se distendra, s'étirera et finira par se coucher tangentiellement pour former autour de chaque locule une assise basidiogène régulière. Il en résultera une sorte de réseau qui marbrera la gleba de ses lignes entrecroisées où H. Lohwag a cru reconnaître les caractères d'une structure coralloïde (32) mais qui est en réalité fort conjecturale.

Initialement, les cellules des îlots de l'*Astraeus* offrent l'apparence de basides bien constituées mais leur évolution nucléaire s'arrête à la mixie; en même temps elles se vacuolisent et se renflent pour aboutir en fin de compte à de grandes vésicules stériles sub-vides d'environ 40 μ de hauteur. Sous leur cloison basilaire prolifère alors une nouvelle terminaison clavée binucléée puis, immédiatement sous cette dernière et de la même manière — séparée par un septum bouclé — une seconde se forme et d'autres encore en succession basipète continue. Ces nouvelles venues représentent les basides vraies, qui vont s'insinuer entre les précédentes, les écarter, les écraser et les faire disparaître, en même temps que le peloton s'élargira pour former une logette grossièrement hyméniée, à cavité toujours petite mais manifeste.

La différenciation de groupes d'éléments basidioïdes convergents, au sein d'un plexus matriciel confus, et le maintien d'une génération préalable de basides stériles, font apparaître ici d'in-



Pl. 9. — *Astraeus hygrometricus.* — Infiltration des basides vraies dans un îlot fructifère, qui commence à s'élargir en locule : basides primaires à gros noyau de mixie et cytoplasme très clair, dissociées par les jeunes éléments fertiles bien plasmatiques et binucléés qui s'insinuent entre elles (Flemming-Hématoxyline, × 1500, environ).

contestables liaisons ontogéniques avec les *Sphaerobolus* et, à travers ceux-ci, avec notre *Torrendia* plus lointain. Seulement, dans *Astraeus*, les glomérules se sont libérés de la servitude polarisatrice d'une cellule centrale et la disposition palissadique des basides y est définitivement acquise. De la cellule centrale disparue ne subsiste que le principe de la stérilité des éléments hyméniens initiaux, qui s'étend maintenant à l'ensemble des premiers composants de chaque îlot. Et l'on arrive ainsi à ce niveau ontologique, commun à toute une catégorie de Gastéromycètes, où l'hyménium débute en glomérules compacts et stériles pénétrés ultérieurement par les véritables basides, qui creusent peu à peu les logettes. Parallèlement nous retrouvons — et retrouverons maintenant de mieux en mieux marqué — l'étirement péricline du tissu matriciel, générateur des « cloisons » auxquelles on reconnaîtra même une « trame » et un « hyménophore » mais qui ne seront toujours que des arrangements secondaires et passifs. Et cela jusque dans des genres fort évolués, tels que les *Geaster*, où Cunningham (3) l'a noté chez le *Geaster velutinus*.

Ainsi donc, par un enchaînement dont le *Torrendia* nous a fourni l'amorce, nous voyons la confusion plectobasidiée s'ordonner en structure hyménobasidiée avec logettes et cloisons , si répandue chez les formes angiocarpes où, à sa suite, nous pénétrons fort loin. Muni de ce fil d'Ariane, il serait alors séduisant d'imaginer, comme certains l'ont fait, que la voie conduisant aux Gastérales supérieures et, de là aux Hyménomycètes, est maintenant ouverte. L'immense groupe des champignons basidiosporés se déploierait alors d'une seule et harmonieuse volée, dans un élan évolutif que l'exemple du *Torrendia* obligerait d'ailleurs à voir ascensionnel. Dans la réalité pourtant, cette agréable perspective apparaît loin de se vérifier car, pour qu'elle soit possible, il faudrait au moins être assuré d'une unité morphogénétique dont les Gastéromycètes ne nous apportent justement pas la démonstration.

Déjà, du point de vue parental, on s'accorde à reconnaître que des lignées distinctes se côtoient dans l'angiocarpie selon le thème des filiations brillamment établies par R. Heim (18, 22) pour les *Astérosporales*, *Secotiales*, *Bolétales*, ou de l'argumentation d'opinion adverse, soutenue à l'aide des *Thaxterogaster* par R. Singer (55). Mais ces essais, et d'autres encore, s'appuient tous sur

une catégorie de genres jadis classés parmi les *Secotiaceae* et les *Hymenogastraceae* ou *Hymenangieae,* dont les relations avec les Hyménomycètes sont, sinon évidentes, au moins possiblement démontrables. Par eux, un pont venant des Hyménomycètes permet d'aborder les Gastéromycètes et, par une filière à découvrir dans chaque Série particulière, de pénétrer chez eux jusqu'à des formes dépourvues de caractères agaricoïdes apparents. Ainsi, notre Série des Astérosporés (33), qui nous a fait partir des Lactario-Russulés pour atteindre les *Elasmomyces* et *Mac Owanites* puis successivement les *Arcangeliella, Hydnangium, Octaviania, Gymnomyces,* nous a finalement conduit aux *Sclerogaster* qui se réduisent à un peloton locellé, humblement vêtu, pour tout carpophore, d'une mince pellicule générale à mycélium amphigène (5).

On s'égarerait toutefois de façon singulière en imaginant que ce processus — ascensionnel ou régressif peu importe ici le sens qu'on lui attribue — est un dénominateur commun à tous les phylums confondus sous l'anonymat de l'angiocarpie. En particulier que certaines Séries visiblement isolées : *Battarraeaceae, Sclerodermataceae, Nidulariaceae, Phelloriniaceae, Lycoperdaceae,* au reste dépourvues de toutes relations apparentes avec les Hyménomycètes, s'orientent quand même vers ces derniers et peuvent virtuellement les rejoindre, ou au moins les approcher, si l'on prolonge par l'hypothèse leur trajectoire évolutive.

Nous croyons en effet qu'il faut décidément abandonner toute conception mono-morphogénétique des Gastérales et, tout comme on y admet des apparentements distincts, qu'il convient d'y reconnaître une convergence morphologique rassemblant des formes basidiosporées apparues d'horizons variés, et venues à l'angiocarpie par des chemins différents.

Deux grands mouvements morphogénétiques, *au moins,* ont en effet concouru à former les Gastérales. L'un, décadent, vient des Agaricales et Bolétales, c'est-à-dire de formes supérieures ouvertes dont l'indéhiscence soudaine a donné les Secotiales, les Asterogastrales, les Boletogastrales, lesquelles se sont peu à peu dégradées jusqu'aux Hymenogastrales *sens. lat.* les plus simples, où leurs attributs végétatifs antérieurs ont achevé de disparaître.

(5) Dans toute la discussion qui suit, les Familles, Séries, genres ou espèces cités ne le sont qu'à titre d'exemples, sans avoir l'ambition de représenter des énumérations complètes.

L'autre, au contraire ascendant, procède de masses plectobasidiées compactes qui se sont élevées en acquérant la disposition hyménoloculée et un péridium plus ou moins complexe, mais dont les locules, *clos dès l'origine*, le demeurent d'un bout à l'autre de la Série.

Partis de points morphologiques opposés, les deux groupes se sont rencontrés au niveau de la forme globuleuse hyménolocellée et leurs représentants, faute de caractères différentiels suffisants — ou ceux-ci méconnus — ont été juxtaposés dans les classifications puis mélangés et confondus. Mais, en dépit des ressemblances et des Systèmes, la soudure ne saurait se faire entre ces rameaux qui, en réalité, n'évoluent pas dans un même plan.

Les membres de la branche décadente, pour la plupart sinon tous, non déliquescents et sans capillitium, possèdent des logettes issues d'un hyménium primitivement *continu* et par conséquent *commun*. Venu des Corticiales, celui-ci était à son origine nu, superficiel et *plan*, mais l'évolution agaricoïde, en agrégeant et érigeant les hyphes basidiogènes l'a soulevé et distribué à la surface d'une sphère (*pileus*) pédiculée. La calotte supérieure de cette sphère s'est alors stérilisée en revêtement piléique (41), pendant que la région inférieure, s'invaginant et demeurant fertile, engendrait un *hyménophore*, c'est-à-dire un tissu basidifère et *morphogène* grâce auquel l'hyménium s'est orné d'un appareil de plis, de lames ou de pores augmentant sa surface utile. Au hasard de processus divers tels que la décurrence marginale du chapeau, l'accrescence des tissus péripédiculaires, la prolifération des revêtements, sont alors nées tour à tour la pseudo- et l'hémi-angiocarpie, avec toutes les variantes que ces dispositions comportent (cfr. Reijnders 48).

Jusqu'à ce stade, on peut considérer que l'évolution morphologique suivait une courbe ascendante. Elle a commencé à s'infléchir lorsque la déhiscence piléique, assurant encore chez les hémi-angiocarpes la libération finale de l'hyménophore, a cessé de fonctionner chez certaines formes qui sont alors devenues irrémédiablement closes. De ce fait, le passage de l'hyménium libre à l'hyménium emprisonné, amorcé par la pseudo- et l'hémi-angiocarpie, se trouvant définitivement consommé, l'angiocarpie proprement dite a été dès ce moment atteinte.

La déhiscence disparue, certains caractères connexes comme la géométrie infère de l'hyménophore et les dispositifs de projec-

tion et de libération des spores, se sont estompés ou perdus. D'autres effacements plus spectaculaires ont suivi : le stipe s'est dégradé, puis le chapeau, et il n'est finalement resté du faciès agaricoïde que des vestiges méconnaissables.

Au cours de cette dégradation, l'hymenophore abandonnant sa régularité et son regard infère, s'est fripé, chiffonné en sinus enfractueux, puis divisé sur lui-même au moyen d'anastomoses, en chambres irrégulières dont le contour s'est en fin de compte simplifié jusqu'à la cavité orbiculaire. Cependant, aussi morcelé qu'il ait pu devenir, toutes ses parties sont demeurées principiellement solidaires du fait de leur unité originelle, qui réapparaît d'ailleurs souvent dans les premiers stades embryonnaires (*Hydnangium, Chamonixia, Elasmomyces, Secotium, Hysterangium*, etc.). Par là même elles conservent leur trame morphogène qui, après avoir donné naguère les lames ou les tubes, a fourni les replis, les anastomoses et les logettes.

De son côté, la marge pileique encore libérable chez quelques angiocarpes agariciformes de transition (*Montagnites, Gyrophragmium*), s'est soudée au pédicule en rendant le piléus indéhiscent. C'est alors que cet organe s'est modifié : il s'est aminci, d'abord au disque puis dans toute son étendue, et transformé en « péridium » uniforme, peu épais et finalement si ténu qu'il a disparu chez quelques genres aux stades post-embryonnaires (*Gymnomyces, Gautiera*).

Conservant tout d'abord sa fonction de soutien pileique (*Montagnites, Gyrophragmium*) ou au moins son aspect de colonnette percurrente (*Mac-Owanites, Elasmomyces*), le stipe s'est ensuite aminci du haut, au point de se rompre ou de ne plus atteindre qu'avec peine la voûte pileique (*Secotium arizonicum, Dodgea, Arcangeliella* pr. p.). Avec cette rupture, il a perdu aussi sa cohesion et s'est dissocié en ramure irrégulière s'irradiant de la base du fruit à travers la gleba (*Dendrogaster, Hysterangium*). De genre en genre ses rameaux se sont découpés, amincis, dégradés, jusqu'à se confondre avec la trame des logettes et disparaître (*Hymenogaster, Rhizopogon*). En même temps, sa partie inférieure exserte, bien visible chez nombre de formes supérieures, s'est raccourcie jusqu'à un infime coussinet basilaire (*Hymenogaster tener*) auquel a succédé la sessilité parfaite (*Hymenogaster* sp. sp., *Gastrosporium*) puis l'amphigénie mycélienne (*Sclerogaster, Rhizopogon*).

Enfin, la symétrie axiale et la polarité du carpophore, portées à leur plus haute expression chez les Hyménomycètes, se sont peu à peu effacées au point que les fruits complètement dégradés (*Sclerogaster*, *Rhizopogon*) n'ont plus ni régularité, ni base, ni sommet reconnaissables.

Tout au long de cette chaîne s'exprime ainsi visiblement, non pas une régression comme on l'a parfois improprement écrit car il n'y a pas « retour » à des états antérieurs, mais une *décadence organique* de plus en plus marquée, par laquelle certains caractères d'acquisition ancienne ont graduellement disparu. Il est remarquable toutefois que cette atrophie, progressive et poussée jusqu'à la disparition complète, n'a touché dans le carpophore que le stipe et le chapeau. L'hyménophore y a échappé et, s'il a subi des modifications, celles-ci sont demeurées d'ordre secondaire, sans altérer en rien son importance et sa fonction. Par là s'est clairement exprimée une rupture entre le végétatif et le reproductif, qui a supprimé l'accessoire et laissé survivre l'essentiel au point que celui-ci, dans les genres les plus dégradés, forme à lui seul presque toute la substance du fruit adulte.

La disparition du stipe et la transformation du chapeau en pellicule péridiale ont été des faits organiquement considérables et, dans leur domaine, déterminants puisque toute la morphologie première du fruit en a été anéantie. Par contre, le plissement et le morcellement de l'hyménophore, l'élargissement du canal stérigmatique, la sessilité, la persistance même des basidiospores sur la baside et leur symétrie axiale, pour spectaculaires qu'il paraissent et révélateurs qu'ils soient, n'ont rien ôté à la valeur reproductrice de la plante.

Et l'on retrouve ici un parallélisme saisissant — qui n'est pas un des moindres arguments en faveur du sens *décadent* de ces processus — entre les Tubérales d'une part et les Gastérales hyménophorées d'autre part. L'indéhiscence du réceptacle et l'acheminement vers l'existence lucifuge ont entraîné dans ces deux groupes des conséquences identiques. Après avoir abandonné le stipe propre aux genres les plus organiquement évolués (*Helvella*, *Leptopodia*, *Acetabula*, *Macropodia*, etc.), et s'être réduite à la forme sessile, la Pezize (*sens. lat.*) elle aussi a perdu sa déhiscence réceptaculaire. A peine modifiée au début (*Hydnocystis*) sa géométrie cupulaire s'est alors perdue en se condupliquant de plus en plus (*Genea*, *Pachyphlaeus*) jusqu'à la masse

*****

en apparence compacte des *Eu-tuber* (*Tuber melanosporum* et alliés) ou le cloisonnement en logettes des *Geopora* et des *Balsamia* (36). Et cela grâce à une trame ascigène accrescente en replis, absolument comparable à l'hyménophore des Hyménomycètes, car le réceptacle ne participe pas à ces mouvements et, tout comme chez les Basidiomycètes, disparaît presque en entier chez certains genres (*Eu-tuber, Hydnobolites*). De même, l'occlusion hyménienne a entraîné l'inutilité des dispositifs d'anémochorie et, par voie de conséquence, la fermeture de l'opercule des thèques et la perte de leur forme cylindracée. Transformés en vésicules ovoïdes ou sphériques indéhiscentes, ces organes sont alors devenus, pour des causes identiques, des homologues parfaits des basides à spores persistantes des *Hymenogastrales*. Car l'ascospore dégagée par déchirement de sa thèque est l'exacte réplique de la basidiospore libérée sur place par destruction de sa baside.

Si nous ajoutons enfin que, là encore, nous voyons finalement apparaître l'amphigénie mycélienne, corollaire de la perte de la symétrie et de la polarité du fruit, on pourra constater que le tableau décadent des Ascomycètes supérieurs, s'identifie d'étrange façon à celui des Hyménomycètes.

Le second groupe morphogénétique que l'on peut reconnaître dans les Gastérales, réunit des genres où la gleba diffluе d'ordinaire à maturité et laisse un résidu pulvérulent de spores et de capillitium, parfois aussi d'élatères. Sa ligne évolutive *ascendante* se dégage du peloton plectobasidié et, à ce niveau, a développé un premier rameau comprenant des formes à gleba toujours inorganisée mais à enveloppes différenciées : *Glischroderma, Tylostoma, Queletia*. Son épanouissement a été plus fécond lorsqu'elle s'est élevée, par les étapes que nous connaissons maintenant, jusqu'à l'organisation hyméno-loculée. Du plexus compact, son tissu fructifère a donc, par ce côté, abouti à des sortes de logettes mais cette organisation d'analogie ne saurait autoriser aucun rapprochement, sinon superficiel, avec celle du groupe précédent.

Certes, nous trouvons dans cette branche évolutive des anfractuosités hyméniées pourvues d'une apparence de trame; pourtant, qu'il s'agisse du *Torrendia*, des *Sphaerobolus*, de *l'Astraeus* ou de genres autrement évolués tels que les *Battarraea, Lycoperdon, Bovista, Geaster*, des différences fondamentales les séparent de celles des Secotiales et Hymenogastrales.

En premier lieu, ces cavités sont *initialement indépendantes*. Ne provenant jamais du découpage d'un hyménium primaire commun, elles naissent isolées dans un plexus matriciel inorganisé, loin l'une de l'autre, et seul leur accroissement de taille les rapprochera sur le tard.

Selon que l'on considère le premier ou le second groupe morphogénétique des Gastérales, on observe donc un sens tout à fait opposé dans le développement de la gleba. Dans le premier (Secotiales et Hymenogastrales), les logettes d'abord ouvertes et solidaires en cavité unique, se découpent sur elles-mêmes et acquièrent à maturité une manière d'indépendance tardive. Le second au contraire montre des cavités initialement indépendantes que la croissance rapprochera finalement en fausse solidarité. Il en résulte parfois sur les fruits mûrs une topographie ambiguë, mais l'examen des états jeunes dissipe la confusion car l'hyménophore des Secotiales et Hymenogastrales laisse percevoir à ce moment son unité fondamentale, alors que les représentants de l'autre groupe apparaissent toujours comme un entassement de nucules ou un assemblage de lacunes distinctes. C'est cette disposition entassée que l'on peut remarquer sur la coupe du *Torrendia* donnée au début de cet article (Pl. I, fig. B), et que l'on retrouvera, prise chez le *Battaraea Guicciardiniana*, aux figures 2 et 3 de notre travail de 1930 (43).

Les cavités dont nous parlons sont, d'autre part, *closes dès l'origine* et, qu'il s'agisse de rosettes ou d'îlots, d'abord *oblitérées* avant de se creuser par l'arrivée de basides fertiles.

Enfin *il n'y a pas d'hyménophore*. A sa place, existe un tissu matriciel uniformément confus qui ne se couche en trame que sous l'effet d'actions mécaniques secondaires, et les lobations hyméniennes qui apparaissent dans les « logettes » de certains genres (*Calvatia*, etc...) sont beaucoup plus le fait de l'accumulation surabondante des basides que celui d'un accroissement tissulaire véritable.

Indépendantes, closes de naissance, d'abord oblitérées, dépourvues d'hyménophore morphogène, telles sont donc ces cavités que nous proposons d'appeler des *locules*, pour les opposer aux *logettes*, d'ontologie si différente, que le groupe morphogénétique précédent nous a montrées (6).

(6) La différence ontogénique entre logettes et locules a déjà été notée et invoquée par les auteurs; ainsi Zeller (60) suggère de nommer *lacunae* les îlots ou glomérules de basides primaires. Nous n'avons pas repris sa proposition parce que ce mot de *lacunae* définit expressément pour lui les formations anatomiques *pleines* (!) préludant aux cavités et non pas ces cavités elles-mêmes, embryologie comprise, telles que nous les envisageons.

Au reste, le péridium et le stipe, quand il existe, n'offrent pas de correspondances plus valables avec les organes similaires des descendants angiocarpes des Hyménomycètes.

Le péridium externe (volve) du *Torrendia pulchella* est, comme nous l'avons vu, une fructification avortée, refoulée en périphérie par un fruit parthénogénétique central qui, de son côté, donne le stipe en s'amputant d'une partie de sa substance. Or, nous pensons que les mêmes organes — mais filamenteux — que l'on trouve chez les *Battaraea, Tylostoma, Queletia, Dictyocephalus, Geaster,* procèdent d'une origine similaire; autrement dit qu'ils ne sont que des parties transformées d'anciens tissus fertiles. Sans doute, pensera-t-on que c'est là pure hypothèse et ce serait vrai s'il n'y avait pour la soutenir que l'exemple du *Torrendia,* mais nous avons, voici vingt ans, signalé chez les *Phellorinés* des faits susceptibles de la corroborer plus largement (**34, 35, 40**).

L'enveloppe générale du *Phellorinia Delestrei* est une masse charnue fort importante, étirée en prolongement pédiculaire à sa partie inférieure mais de macroscopie homogène. Sa structure est cependant dimorphe. Très à la base, ses hyphes sont dressées en faisceau vertical mais, dès qu'on s'élève, leur régularité et leur cohésion se trouvent rompues par de nombreux rameaux axillaires à course capricieuse, d'abord isolés puis bientôt agglomérés en « îlots secondaires » circinés ou emmêlés. Rares à la base et en périphérie, ces îlots deviennent de plus en plus fréquents à mesure qu'on approche de la partie centrale fertile, autour de laquelle ils criblent littéralement la chair péridiale. Au contact même de la gleba on rencontre une induration locale répondant à l'ébauche d'un endopéridium, encore mal différencié dans ce genre, où l'hétérogénéité dont nous parlons s'accuse. Il n'y a plus de chair proprement dite, sinon un entrelac serré de faisceaux filamenteux emprisonnant des îlots secondaires rapprochés qui, très vite, s'élargissent, se garnissent de basides et se transforment en locules fertiles.

Il est donc clair, qu'entre les parties périphériques du fruit et son centre, existe une incontestable unité de structure qui rend réciproquement homologues les îlots secondaires stériles de l'exopéridium, ceux de l'endopéridium et finalement les locules de la gleba. Aussi est-il permis de considérer le *Phellorinia Delestrei* comme une masse potentiellement basidifère dans toute

son étendue, dont la fertilité, en voie de contraction, se localise dans la région centrale — qui devient la gleba — alors que le pourtour, se stérilisant peu à peu, donne un endopéridium encore vague, un exopéridium charnu et un stipe fruste. En ses traits essentiels, ce schéma diffère donc à peine de celui du *Torrendia* sauf par le fait que les basides, au lieu d'être dispersées sont rassemblées en groupes et qu'en place des protocystes on ne trouve que leurs hyphes génératrices pelotonnées en glomérules d'apparence végétative. Mais, compte tenu de ces contingences génériques, le principe reste le même, à savoir que le péridium (*sens. lat.*) est bien également ici un fruit stérilisé dont la fonction reproductrice initiale évolue vers un rôle purement physique de protection et de soutien.

Maintenant, ce fruit modifié est-il antérieur et distinct de celui du centre? N'est-il qu'une partie d'un fruit unique? Nous n'en savons rien. Nous savons seulement que, chez les *Sphaerobolus*, le report du péridium et de la gleba sur deux fruits distincts et la précession marquée du premier sur le second, si tranchée dans le *Torrendia*, s'atténue au point que les basides primaires y sont presque contemporaines des basides vraies. Il apparaît donc qu'au-delà du *Torrendia*, dont le caractère inachevé ne doit pas être perdu de vue, a lieu une contraction ramenant la double fructification à un simple et bref décalage ontologique à l'intérieur d'un seul et même individu. Il s'ensuit que le péridium commence à se former un peu avant la gleba dans ce type de fructification. Or, c'est ce qui se vérifie partout dans le groupe morphogénétique que nous étudions, mais cette importance statistique qui entraîne à considérer cet événement ontologique comme « normal », n'en fait pas pour cela une nécessité évidente et le laisse de toute manière inexpliqué. L'origine que nous lui attribuons, si elle ne l'explique pas davantage, en donne au moins une justification embryologique satisfaisante.

Le péridium interne, que nous avons trouvé encore bien fruste chez le *Phellorinia*, se perfectionne et s'autonomise en enveloppe indépendante, figurée et déhiscente, chez le *Dictyocephalus curvatus* où il conserve son ancienne structure hétérogène à mailles filamenteuses, enserrant des îlots secondaires qui passent aux locules fertiles.

(7) Cfr. G. Malençon (35, p. 109-114 et p. 126-129).

Dans la même espèce, l'important exopéridium subit de son côté des modifications non moins profondes. Une couche périphérique s'en différencie pour former un voile général distinct, et la partie axiale située sous la gleba s'isole et s'organise en stipe érectile à la manière exacte des *Battarraea*. Mais, en même temps qu'il franchit de telles étapes évolutives *organiques*, cet exopéridium perd ses îlots secondaires dont on ne trouve plus que des traces confuses dans le voile général et à peu près rien dans le pédicule (7). Il apparaît donc qu'en se transformant en organes mieux spécialisés qui l'entraînent vers un rôle plus directement physique, il se trouve corollairement dépouillé de sa fertilité originelle et s'oriente de façon définitive vers le végétatif intégral.

Ainsi, par le *Torrendia* et par les *Phellorinés*, se trouve clairement révélée cette possibilité morphogénique de portée considérable que possèdent certains angiocarpes, par laquelle un fruit, ou une partie de fruit, peut devenir stérile et se transformer en appareils végétatifs plus ou moins complexes.

Devant un tel enseignement et, d'une manière plus particulière, en présence de l'exemple du *Dictyocephalus*, il est alors permis de penser sans invraisemblance que l'organisation très similaire des *Battarraea*, *Tylostoma*, *Queletia*, *Chlamydopus*, procède d'une évolution comparable. On ne doit pas non plus oublier que la « base stérile » souvent stipitiforme des *Lycoperdon*, *Calvatia*, *Bovistella*, est une partie stérilisée de la gleba qui devient marcescente, ni que le péridium et le pseudo-stipe des *Scleroderma* et *Pisolithus* reproduisent de façon très sensible le cas du *Phellorinia*. Quant aux *Geaster*, H. Lohwag a montré par ses travaux (32) que la couche parenchymateuse de leur exopéridium était d'origine hyménienne, avec des palissades stériles très reconnaissables au début de sa différenciation.

Il ressort donc clairement que, dans le groupe morphogénétique ici étudié, les enveloppes péridiales et le pédicule, au lieu de représenter les vestiges d'un carpophore d'Hyménomycète fermé puis décadent, sont des *néo-différenciations concentriques* et centripètes qui apparaissent dans la masse d'un fruit initialement homogène. Cette ontogenèse très particulière fait que ces enveloppes sont *closes dès l'origine*, que le stipe est constamment *inclus* et qu'il n'entraîne pas mais *soulève* la gleba quand il s'allonge. Car ce stipe, toujours *infère*, est souvent aussi érectile,

ce qui ne s'observe jamais chez les Secotiales. Et en somme, à mesure qu'il se perfectionne, cet appareil végétatif endocarpique s'écarte d'autant de celui des Hyménomycètes, dont l'ontogénèse exocarpique s'oppose diamétralement à la sienne.

Nous pouvons donc conclure que les formes issues des Plectobasidiés possèdent leur trajectoire ascensionnelle propre et leur domaine évolutif particulier, dans lequel elles s'épanouissent en genres parfois très différenciés. Mais à aucun moment ni à aucun niveau elles ne peuvent rencontrer la branche venue des Hyménomycètes qui, à tous égards, et en dépit de ressemblances superficielles, leur demeure totalement étrangère.

Par l'intermédiaire des *Corticiaceae*, *Clavariaceae*, *Cantharellaceae*, les Aphyllophorales ont engendré les Agaricales. Celles-ci, au niveau des *Hygrophoraceae*, ont vu déjà se détacher les rameaux des Phyllo-Boletales (*Gomphidius*, *Paxillus*, *Phylloporus*, *Boletus*) dont la chute rapide a donné les *Boletogastraceae* de R. Heim (*Le Ratia*, *Truncocolumella*, *Rhizopogon*). Le long de cette première chute — et dans l'angiocarpie — viennent s'insérer les *Hysterangiaceae* d'où se relèvent les Phallales, au moyen d'une néo-morphogénèse qui emprunte à l'hyménophore la matière de réceptacles poreux.

Au-delà des *Hygrophoraceae* et des *Lactario-russulaceae*, les Agaricales se poursuivent en formes gymnocarpes, pseudo-angiocarpes, hémi-angiocarpes, avec de place en place des rameaux infléchis vers l'angiocarpie ou qui s'y engagent franchement. Ainsi les *Conocybe* passent aux *Cyttarophyllum*, les *Rhodophyllus* aux *Richoniella*, les Mélanosporés aux *Montagnites* et *Gyrophragmium*, les Cortinaires aux *Thaxterogaster* et sans doute aux *Hymenogaster* et *Gautiera*, les Lactaires et Russules aux *Asterogastraceae*, etc...

Mais, dans cet ensemble évolutif et aussi bien lorsqu'il s'élève que dans sa chute, nous retrouvons partout l'hyménium initial commun et, avec lui, l'hyménophore qui le porte. Qu'il soit uni, accidenté ou compartimenté, cet hyménophore demeure partout et toujours le tissu morphogène basidifère — *exogène de fait ou de principe* — qui caractérise l'immense groupe des Hyménomycètes. C'est pourquoi, en nous fondant sur cette gymnocarpie initiale et toujours reconnaissable, qui s'oppose à la nature foncièrement endogène de certaines autres formes, croyons-nous nécessaire de reconnaître, dans les Gastérales,

deux Ordres secondaires que nous appellerons respectivement les Exogastrineae (ou *Hymenophorineae*) et les Endogastrineae (ou *Plectohymenineae*).

Les Exogastrinés grouperont précisément, sous un terme volontairement antithétique évoquant leur double caractère commun, tous les angiocarpes dérivés des Hyménomycètes. Cohérent par son embryogénie, ce Sous-ordre ne le restera pas du point de vue immédiatement phylétique puisqu'il reflétera nécessairement l'hétérogénéité parentale des divers phylums dont sont issus ses représentants. On y reconnaîtra donc des « Séries » distinctes, dont R. Heim a déjà donné d'excellentes définitions dans deux Mémoires désormais classiques (18, 22), mais celles-ci ne devront pas être plus séparées les unes des autres que les diverses familles d'Hyménomycètes le sont entr'elles.

Quant aux Endogastrinés, nous y rangerons toutes les formes plectobasidiées et leurs dérivés hyméno-loculés dont nous avons indiqué les caractéristiques essentielles et énuméré les principaux représentants au cours de cet article. Tout comme dans le sectionnement précédent on y trouvera aussi des Séries distinctes : *Tylostomataceae, Phelloriniaceae, Torrendiaceae, Battarraeaceae, Nidulariaceae, Sclerodermataceae, Lycoperdaceae, Geastraceae, Melanogastraceae*, etc., qu'unira l'unité plectobasicienne originelle, les loculos de formation glomérulaire endogène et éparse, l'absence d'hyménophore vrai et la différenciation concentrique des enveloppes aux dépens des tissus basidifères.

Du fait de leur étroit apparentement avec les Hyménomycètes, dont la structure piléiforme représente leur héritage commun, les Exogastrinés forment un groupe bien homogène en dépit de la relative diversité de leurs Séries phylétiques. Sans doute cette base morphologique a-t-elle subi chez eux, avec l'angiocarpie, des abattements progressifs, mais ces modifications, dues aux mêmes causes et portant sur des objets semblables, ce sont effectuées partout dans le même sens et exprimées dans chaque Série en figures similaires, si bien que l'ensemble conserve une harmonie sans discordance. Les basides elles-mêmes sont demeurées au type claviforme habituel, sans présenter, de Série à Série, plus de différences que celles des Hyménomycètes n'en montrent, de leur côté, de famille à famille.

Il est donc possible, dans un Système naturel, de situer cet ensemble sur le tracé d'une filiation ortholinéaire valable, filia-

tion que nous voyons émerger des Aphyllophorales, s'élever, se diversifier et se parfaire dans les Agaricales et les Phyllo-Bolétales et finalement infléchir certains de ses rameaux secondaires dans les Gastérales où ils viennent précisément former nos Exogastrinés.

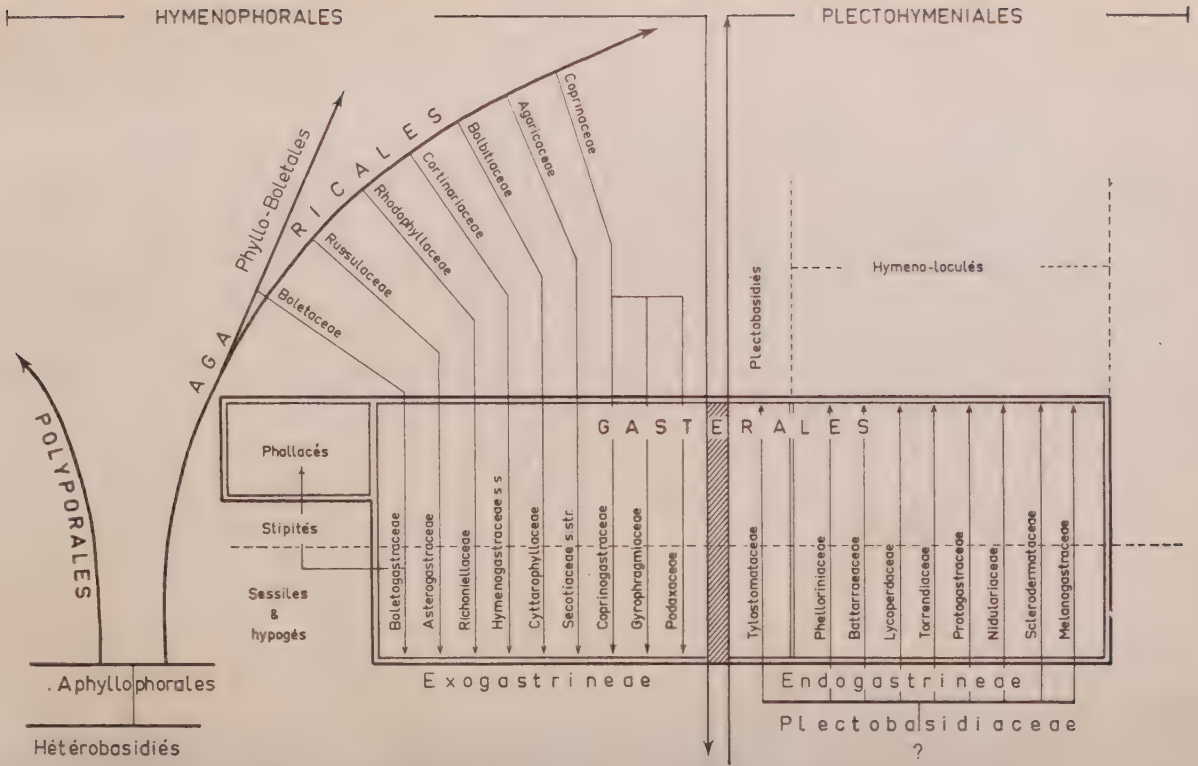
En regard de cette harmonie, les Endogastrinés offrent le spectacle du disparate. Leur appareil végétatif, tantôt fruste, tantôt diversifié, parfois compliqué d'un stipe ou d'une columelle et d'ordinaire pourvu d'un système de déhiscence qui met en jeu des procédés variés, accuse en effet d'une Série à l'autre, une singulière indépendance ontogénique. La baside pour sa part n'y est pas mieux fixée. Cylindracée pleurospore dans certaines Séries (*Tylostomataceae*), ailleurs subglobuleuse à longs stérigmates inégaux (*Lycoperdaceae*), clavée à spores sessiles (*Sclerodermataceae*), lagéniforme et octospore (*Geastraceae* pr. p.), le tableau de ses variations donne la réplique à celles du péridium et rend bien aléatoire la découverte d'un fil conducteur unique (8).

Sans donc manquer de ce fonds morphologique commun qui unit le groupe précédent puisqu'ils dérivent tous de la sphère plectobasidiée compacte, les Endogastrinés apparaissent plutôt comme un assemblage de Séries précocement individualisées, qui se sont élevées dans l'échelle évolutive selon des thèmes ontogéniques quelquefois similaires mais plus souvent encore dissemblables. De telle sorte que leur ensemble exprime l'hétérogénéité, bien qu'ils s'inscrivent tous à l'intérieur de la même formule angiocarpique.

Nous arrivons alors, en dernière analyse, à retrouver chez les Gastérales, cette notion d'hétérogénéité et celle complémentaire de *convergence*, qui semble en réalité la meilleure caractéristique de cet Ordre et en fait un des secteurs les plus discutés parmi les Basidiomycètes supérieurs. La classification devra donc s'inspirer de cet état de choses en abandonnant toute idée de Système orthogénétique et en cherchant au contraire à faire ressortir cette disparité fondamentale. C'est ce que nous avons tenté de réaliser dans le tableau ci-contre (Pl. 10) qui, sans prétendre à la perfection, exprime en tout cas l'idée que nous nous faisons actuellement de l'ensemble des Gastérales.

(8) Il ne semble guère possible non plus d'obtenir ici le secours de la caryologie. Les importantes recherches de Mme Panca Heim (13) sur la structure du noyau chez les Basidiomycètes ont en effet conduit cette cytologiste à la conclusion que, dans ce vaste groupe, on ne distingue « aucune relation entre l'organisation du noyau et l'ordre, la famille ou le genre auquel l'espèce appartient ».

******



Pl. 10. — **Tableau morpho-phylogénétique des Gastéromycètes, distribués en *Exogastrineae* décadents et *Endogastrineae* ascendants. La Série des *Coprinogastraceae* répond au genre *Montagnites*. (Dessiné par M. De Brettes.)**

Ainsi disposés, les champignons angiocarpes se trouvent disjoints en deux groupes d'embryologie réciproquement incompatible : d'une part les Exogastrinés à hyménophore exogène et carpophore axillaire-centrifuge, et d'autre part les Endogastrinés à gleba endogène et enveloppes circulaires-centripètes.

Cette coupure ne permet pas d'accepter comme valable la thèse de H. Lohwag, actuellement reprise par R. Singer, selon laquelle les Gastérales feraient transit « ascendant » entre les *Corticiaceae* et les Agaricales, qui seraient l'aboutissement supérieur des anciennes formes closes. Certes, nous reconnaissons chez les Endogastrinés une évolution ascendante mais, outre que nous n'en voyons pas l'origine parmi les Aphyllophorales, nous entendons formellement que cette ascension se termine aux limites exactes de ce groupe, sans que sa trajectoire — même hypothétiquement prolongée — vienne recouper où que ce soit celle des Agaricales. Par la nature de leur gleba et plus encore peut-être par la structure de leur appareil végétatif, ces Endogastrinés ne montrent d'ailleurs aucune tendance de ce genre, et le port agariciforme qu'ils adoptent parfois n'est qu'une ressemblance superficielle, sans plus de portée que celle qui rapproche les Clavaires des Géoglosses ou les Cyphelles des Pezizes.

Privée du secours des Endogastrinés, l'évolution ascendante des Exogastrinés perd un appui sérieux.

Chez les Endogastrinés nous avons pu en effet suivre pas à pas la naissance de l'hyménium à partir de la confusion plectobasidienne et voir parallèlement se construire les enveloppes du fruit; il y a donc harmonie entre les formes primitives de structure encore simple et même parfois ambiguë (*Torrendia*), et les genres évolués où la complexité organique s'est progressivement accusée. Par contre, lorsque l'on examine les Exogastrinés les plus simples : *Gastrosporium*, *Hymenogaster*, que la thèse de H. Lohwag autoriserait à considérer comme les ancêtres des *Secotiaceae* et des Agaricales, on est frappé du degré d'évolution très marqué que présente leur hyménophore. Comment alors expliquer l'existence d'une telle différenciation à un degré si inférieur de l'échelle des formes autrement que par un héritage reçu d'autre part? Et alors, où rechercher celui-ci? Certes pas du côté des Endogastrinés où l'on se heurte aussitôt à l'embryologie glomérulaire de la gleba, tout à fait opposée à celle que l'on connaît (8, 12, 45, 47) dans les genres dont nous parlons.

Comme nous sommes au bas de l'échelle des Exogastrinés et que l'héritage ne peut venir que de chez eux, force est donc de regarder dans les formes supérieures, et la théorie de H. Lohwag-R. Singer est alors en défaut. Il est en effet beaucoup plus en accord avec les faits de considérer l'hyménophore évolué des Hymenogastrales comme une persistance de l'organisation supérieure des Hyménomycètes, ayant survécu dans les formes dégradées — l'hyménium étant l'organe essentiel — à côté de l'effondrement de l'appareil végétatif.

Nous avons déjà souligné le parallélisme entre la dégradation angiocarpique des Pezizales et celle des Hyménomycètes; nous avons montré ensuite le fossé qui isolait les Exogastrinés des autres Basidiomycètes angiocarpes; nous apportons maintenant un argument démontrant que ces Exogastrinés ne peuvent avoir débuté par leurs formes simples qui, chez eux ne sont pas primitives, mais terminales. Il nous semble, dans ces conditions, que le procès de la théorie « ascensionnelle » doit se clore et, comme l'a écrit R. Heim (22) en terminant son remarquable exposé sur la question, qu'« il n'est plus possible de voir dans les Gastéromycètes l'origine des Agaricacés, ainsi que le croient H. Lohwag et R. Singer ».

Il nous reste, pour terminer, à redire que notre tableau systématique des Gastérales n'est ni parfait ni complet et qu'il n'est qu'un essai, partant de bases nouvelles. S'il présente quelque harmonie du côté des Exogastrinés, on remarquera que les Endogastrinés y sont moins bien partagés. C'est qu'ici l'origine commune est moins nette et oblige, par prudence, à aligner côte à côte les différentes Séries phylétiques qu'on y trouve et même à multiplier — toujours par prudence — le nombre de celles-ci. Dans cet esprit, nous avons créé pour notre *Torrendia pulchella* une Série particulière des *Torrendiaceae* jusqu'ici monogénérique car, en dépit de l'analyse que nous en avons faite, nous ne voyons pas où le ranger ailleurs. Peut-être s'approche-t-il des *Protogastraceae?* Peut-être est-il moins loin qu'on l'imaginerait des *Nidulariaceae?* Nous n'en savons actuellement rien et d'autres recherches, dans d'autres groupes, seront sans doute nécessaires pour résoudre le problème posé par cet extraordinaire Gastéromycète qui nous a pourtant déjà tant appris.

BIBLIOGRAPHIE

1. Bresadola J. (1902). — Mycetes lusitanici novi. *Atti I. R. Accad. Sc. Lett. e Arti degli Agiati in Rovereto, Serie III,* vol. VIII, pp. 129-133, 1 pl.
2. Carneiro A. Lima (1941). — Gasteromicetes portugueses. *Broteria, Ser. Scienc. Nat.,* vol. X (XXXVII), pp. 70-113.
3. Cunningham G. H. (1927). — The development of Geaster velutinus. *Trans. Brit. Myc. Soc.,* vol. **12**, pp. 12-20.
4. Cunningham G. H. (1944). — The Gasteromycetes of Australia and New-Zealand.
5. Dodge C. W. (1931). — *Alpova,* a new genus of Rhizopogonaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.,* vol. **18**, pp. 457-464, pl. 40.
6. Fischer Ed. (1922). — Mykologische Beiträge. N° 25 : Jugendstadien des Fruchtkörpers von *Leucogaster. Mitteil. Naturforsch. Gesell. Bern.,* pp. 20-26, fig. 6-8.
7. Fischer Ed. (1925). — Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper der Secotiaceen. *Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel,* Heft 3, pp. 571-582, Zürich.
8. Fischer Ed. (1927). — Mykologische Beiträge. N° 32 : Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchkörper von *Hymenogaster. Mitteil. Naturforsch. Gesell. Bern.,* pp. 99-108, Taf. I.
9. Fischer Ed. (1933 *a*). — Zur Kenntnis der Fruchtkörperentwicklung der Geastraceen. *Ber. Schweiz. Bot. Gesell.* Bd. **42**, Heft. I, pp. 13-22.
10. Fischer Ed. (1933 *b*). — *Gastromyceteae,* in Engler et Prantl : *Die Natürlichen Pflanzenfamilien,* Bd. 7a, zweite Auflage.
11. Fischer Ed. (1934). — Zur Kenntnis der Fruchtkörperentwicklung von Podaxis. *Ber. Schweiz. Bot. Gesell.,* Bd. **43**, Heft. I, pp. 11-18.
12. Fischer Ed. (1936). - Neue Beiträge zur Kenntnis der Verwandschaftsverhältnisse der Gastromyceten. *Ber. Schweiz. Bot. Gesell.,* Bd. **45**, pp. 231-247.
13. Heim, Mme Panca (1954). — Sur la structure du noyau chez les Basidiomycètes. *C. R. Acad. Sc.,* t. **239**, p. 994.
14. Heim Roger (1931). — Sur les liens phylétiques entre les Agarics ochrosporés et certains Gastéromycètes. *C. R. Acad. Sc.,* t. **192**, p. 291.
15. Heim Roger (1936 *a*). — Sur la parenté entre Lactaires et certains Gastéromycètes. *C. R. Acad. Sc.,* t. **202**, p. 2101.
16. Heim Roger (1936 *b*). — Sur la phylogénie des Lactario-Russulés. *C. R. Acad. Sc.,* t. **203**, p. 108.
17. Heim Roger (1937). — Les Lactario-Russulés du domaine oriental de Madagascar. Essai sur la classification et la phylogénie des Astérosporales. *Paris.*
18. Heim Roger (1948). — Phylogeny and natural classification of macrofungi. *Trans. Brit. Myc. Soc.,* vol. **30**, pp. 161-178.
19. Heim Roger (1949). — Lycoperdellon et Lycoperdellaceae. *Rev. de Mycologie,* XIV, pp. 126-128.

20. Heim Roger (1951 *a*). — Notes sur la flore mycologique des Terres du Pacifique Sud-III. Sur les *Secotium* de la Nouvelle-Zélande et la phylogénie de ce genre. *Rev. de Mycologie*, XVI, pp. 129-153, pl. III.
21. Heim Roger (1951 *b*). — *Ibid.* IV. Le genre néo-calédonien *Le Ratia* Pat.. *Rev. de Mycologie*, XVI, pp. 154-158.
22. Heim Roger (1952). — Les voies de l'évolution chez les Champignons. *Colloque international du C.N.R.S. sur l'évolution et la phylogénie chez les végétaux*. Paris, pp. 27-46.
23. Heim Roger et Malençon G. (1933). — Le genre *Lycoperdellon* : structure et position taxonomique. *Rev. Gén. Bot.*, t. **45**, pp. 53-69.
24. Holm L. (1954). — Classification et phylogénie des Gastéromycètes. *Congrès intern. Bot. Paris*, Section 19 (*Mycologie*), pp. 54-60.
25. Knapp A. (1954). — Die europaïschen Hypogaeen-Gattungen und ihre Gattungstypen. II Teil. *Schweizer. Zeitschfr. f. Pilzkunde*, **32** Jahrg., Sondernummer 19, Bern, pp. 149-155.
26. Kühner R. (1926). — Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. *Le Botaniste*, Série XVII, pp. 1-215, pl. I-IV.
27. Kühner R. (1945). — Le problème de la filiation des Agaricales à la lumière de nouvelles observations d'ordre cytologique sur les Agaricales leucosporées. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 14e année, pp. 160-168.
28. Lohwag H. (1924 *a*). — Zur Stellung und Systematik der Gastromyzeten. *Verhandl. Zool. Bot. Gesell. in Wien*, Bd. **74**, pp. 38-55.
29. Lohwag H. (1924 *b*). — Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Secotium agaricoïdes* (Czern.) Hollos. *Österr. Bot. Zeitschrift*, 1924, pp. 161-174, Taf. 2.
30. Lohwag H. (1926 *a*). — Die Homologien in Fruchkörperbau der höheren Pilze. I et II. *Biologia generalis*, pp. 148-182, pl. XVIII, et pp. 575-608, pl. XXX.
31. Lohwag H. (1926 *b*). — Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gastromyceten. *Beihefte z. Bot. Centralbl.*, Bd. XLII, Abt. II, pp. 177-324, Taf. I et II.
32. Lohwag H. (1934). — Mykologische Studien. IX : Über die Fruchtkörperentwicklung der Geastraceen. *Beihefte z. Bot. Centralbl.*, Bd. LII, Abt. A., pp. 269-289, Taf. XV.
33. Malençon G. (1931). — La Série des Astérosporés. *Recueil de trav. dédiés à Louis Mangin*. Paris, pp. 377-396, Pl. 29.
34. Malençon G. (1935 *a*). — Etudes sur les Phellorinés. I : Le *Phellorina Delestrei* (Dur. et Mtgn.) Ed. Fischer. *Ann. Crypt. exot.*, VIII, pp. 5-48, pl. I à IV.
35. Malençon G. (1935 *b*). — Etudes sur les Phellorinés. II : Le *Dictyocephalus curvatus* Undwd. *Ann. Crypt. exot.*, VIII, pp. 101-132, pl. V et VII.
36. Malençon G. (1938). — Les Truffes européennes. *Rev. de Mycologie*, Mémoire hors-série N° 1, Paris, 92 pp.
37. Malençon G. (1939). — *Dodgea occidentalis* Mal., nouveau genre

et nouvelle espèce de Rhizopogoneae. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, LIV, pp. 193-203.

38. Malençon G. (1942). — La sporogénèse chez les Basidiomycètes. *C. R. Acad. Sc.*, t. 215, p. 584.
39. Malençon G. (1950). — A propos de la sporogénèse chez les Basidiomycètes angiocarpes. *Rev. de Mycologie*, t. XV, pp. 137-145.
40. Malençon G. (1951). — Etudes sur les Phellorinés. III : *Dictyocephalus attenuatus* (Peck) Long. et Plunk., et *Phellorina gigantea* R. Maire et Pat.. *Rev. de Mycologie*, t. XVI, pp. 101-107.
41. Malençon G. (1953). — L'origine des revêtements piléiques chez les champignons supérieurs. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, t. LXIX, pp. 425-428.
42. Maublanc A. et Malençon G. (1930). — Sur la nature et l'organisation du *Battarraea Guicciardiniana* Ces., *C. R. Acad. Sc.*, t. 190, p. 510.
43. Maublanc A. et Malençon G. (1931). — Recherches sur le *Battarraea Guicciardiniana* Cesati. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLVI, pp. 43-73, pl. II à V.
44. Moreau F. (1954). — La classification ontogénique des Gastéromycétales. *Congrès Internat. Bot. Paris*, Section 19 (*Mycologie*), p. 6.
45. Pilat A. (1934). — Sur le genre *Gastrosporium* Mattirolo. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, t. L, pp. 37-49, pl. I-III.
46. Rabinowitsch L. (1894). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Gastromyceten. *Flora*, Bd. 78, pp. 385-418, Taf. X-XI.
47. Rehsteiner H. (1892). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Gastromyceten. *Inaugural Dissertation*, St-Gall, 44 pp., Taf. I et II.
48. Reijnders A. F. M. (1948). — Etudes sur le développement et l'organisation histologique des carpophores dans les Agaricales. *Recueil trav. bot. néerlandais*, vol. XLI, pp. 213-396, pl. 3 à 22.
49. Reijnders A. F. M. (1952). — Recherches sur le développement des carpophores dans les Agaricales. *Mededel. Nederland. Mycol. Vereniging*, XXX, pp. 5-116, pl. 1-25.
50. Romagnesi H. (1933). — Le genre *Richoniella*, chaînon angiocarpique de la Série des Rhodogoniosporés. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLIX, pp. 433-434.
51. Singer R. (1932). — Phylogenie und Taxonomie der Agaricales. *Schweiz. Zeitschr. f. Pilzkunde*, XVII, 25 pp.
52. Singer R. (1936 *a*). — Das System der Agaricales. *Ann. Myc.*, XXXIV, pp. 286-378.
53. Singer R. (1936 *b*). — Studien zur Systematik der Basidiomyceten: *Galeropsis*, ein Gasteromycet! *Beihefte z. Bot. Centralbl.*, Bd. LVI, pp. 147-150.
54. Singer R. (1949). — The Agaricales. « *Lilloa* », t. XXII, 832 pp., XXIX pl.
55. Singer R. (1951). — Thaxterogaster, a new link between Gasteromycetes and Agaricales. *Mycologia*, vol. XLIII, pp. 215-228.

56. Torrend C. (1902). — Primera contribução para o estudo dos fungos da região Setubalense. *Rev. Sciencias naturaes do Collegio de San Fiel.*
57. Torrend C. (1907). — Notes de Mycologie portugaise. *Bull. Soc. Portug. Sc. Nlles,* vol. I, fasc. 4, pp. 177-183, pl. X.
58. Walker L. (1927). — Development and mechanism of discharge in *Sphaerobolus lowensis,* n. sp. and *S. stellatus* Tode. *Journ. Elisha Mitch. Scient. Soc.,* t. **42**, pp. 151-178, pl. 16-25.
59. Zeller S. M. (1934). — *Protogaster,* representing a new order of the Gasteromycetes. *Ann. Mo. Bot. Gard.,* vol. **21**, pp. 231-238, pl. 7-8.
60. Zeller S. M. (1939 *a*). — Developmental morphology of Alpova. *Oregon State Monographs. Stud. in Bot.,* numb. 2, Corvallis.
61. Zeller S. M. (1939 *b*). — New and noteworthy Gasteromycetes. *Mycologia,* vol. XXXI, 32 pp.
62. Zeller S. M. et Walker L. (1935). — Gasterella, a new uniloculate Gasteromycete. *Mycologia,* vol. XXVII, pp. 573-579.
63. Torrend C. (1910). — Notes de Mycologie portugaise. *Bull. Soc. Portug. Sc. Nlles,* vol. III, fasc. 1-2, 7 pp.
64. Torrend C. (1913). — Les Basidiomycètes des environs de Lisbonne et de la région de S. Fiel. « *Brotéria* », *Serie botanica,* vol. X, fasc. III, vol. XI, fasc. I et II, pp. 194-210 et 54-98.

Le noyau dans le cycle évolutif de Plasmodiophora Brassicae Woron.

Par Mme Panca HEIM (Paris)
(Pl. I)

■

INTRODUCTION

Les travaux effectués sur les Plasmodiophoracées, Myxomycètes parasites des végétaux supérieurs, n'ont pas donné jusqu'ici des résultats satisfaisants en ce qui concerne le développement de ces Champignons ou la façon dont se réalise l'infection.

Les descriptions qui ont été faites des divisions nucléaires sont confuses. La fécondation, phénomène capital dans la vie d'un organisme, demeure encore à l'état d'hypothèse, ce qui explique les diverses interprétations du cycle évolutif dans ce groupe.

Cook et Schwartz, dans une importante étude sur *Plasmodiophora Brassicae*, parasite des racines du chou, distinguent deux étapes dans le déroulement du cycle vital de ce Champignon : la première aurait lieu dans les poils radicaux, la seconde dans les tissus de la racine. Pour ces auteurs, les zoospores uninucléées ou spores migratrices, *swarm spores*, perdent leur flagelle, qui se rétracte, et pénètrent dans les poils radicaux où elles se divisent plusieurs fois pour donner de nombreuses amibes qui s'associent en un plasmode. Ce dernier se transforme en un petit nombre de zoosporanges arrondis, plus grands que les spores mais qui se ressemblent superficiellement, ce qui explique, d'après ces auteurs, que ces éléments n'ont pas été reconnus par les autres chercheurs. Chaque zoosporange devient une tétrade qui libère quatre zoospores plus petites que les précédentes. Ces zoospores, ou gamètes, émigrent des poils jusqu'aux cellules épidermiques et corticales de la racine où elles s'unis-

****

sent par paires pour former un zygote capable de se transformer en un large plasmode identique à celui développé dans les poils radicaux.

La conjugaison des zoospores est, toutefois, hypothétique et les auteurs avouent n'avoir jamais observé ce processus dont ils admettent l'existence en raison du fait qu'ils ont rencontré quelques zoospores allongées et disposées côte à côte. Ils pensent que ces éléments doivent se développer et s'accoupler très rapidement de sorte que le phénomène échappe aux observateurs.

Dans les tissus de la racine, les plasmodes se transformeront en kystes, puis en sporanges qui vont donner les spores arrondies, lesquelles, en germant, fourniront les éléments migrateurs qui représentent le stade d'infection et de propagation de la maladie.

Comme Cook et Schwartz, Jones a décrit des éléments migrateurs capables de former des plasmodes qui fournissent des gamètes de tailles différentes, de grands et de petits, piriformes et uniflagellés. Ces gamètes de même origine peuvent fusionner par paires. L'auteur a signalé, dans les tissus de l'hôte, des gamètes, des zygotes, des plasmodes et des kystes.

Pour les auteurs anciens, le cycle évolutif est beaucoup plus simple. D'après Woronin, qui examina pour la première fois ce champignon, en 1878, le plasmode, qui envahit les cellules de l'hôte, donne des spores dont chacune se transforme en une myxamibe fusoïde, puis en un jeune plasmode. L'auteur ne peut pas préciser si le plasmode est le résultat d'un ensemble de myxamibes ou s'il provient d'un élément initial. Il admet plutôt la première hypothèse.

Nawaschin qui, le premier, s'intéressa à la cytologie du même champignon a constaté que les myxamibes introduites dans les tissus des racines sont d'abord uninucléées et deviennent plurinucléées à la suite de divisions nucléaires non suivies de divisions cellulaires. Ces myxamibes se fusionnent ensuite en un plasmode qui remplit la cellule de la plante hôte et divise ses noyaux jusqu'à la formation des spores.

R. Maire et Tison chez *Sorosphaera Veronicae* et *Plasmodiophora Brassicae* admettent la présence, dans les cellules infectées, d'une ou plusieurs amibes uninucléées, globuleuses, de petite taille. Ces myxamibes, par division de leur noyau, deviennent binucléées, leurs noyaux-fils se divisent à leur tour et ainsi de suite, pour former les myxamibes plurinucléées ou schizontes

qui se fragmentent en masses ou mérontes uni ou plurinucléées. Tandis que les éléments uninucléés recommencent la même évolution que la myxamibe initiale, les masses multinucléées, ou sporontes, passent à la phase sporogonique. Quant au moment de la fécondation, ces auteurs ne se prononcent pas. Osborn, Webb et autres, placent ce phénomène avant la formation des spores.

Pour *Sorodiscus radicicolus*, Cook pense que le plasmode provient de la fusion de deux gamètes amiboïdes avec caryogamie. Selon Prowazek, la caryogamie se produirait dans la spore D'après cet auteur, les cellules nues, sans membrane, issues des deux dernières divisions qui ont lieu dans le sporange, s'unissent deux par deux sous une même membrane pour former une spore. De ces deux noyaux associés, l'un reste sans changement alors que l'autre subirait une division réductrice. A la fin, ces sporogamètes se réuniraient en un seul noyau qui passe, à la germination, dans la myxamibe.

Aujourd'hui, aucun auteur n'admet la réunion et l'enkystement de deux noyaux dans les spores, ces dernières étant dès le début uninucléées.

Mlle Terby, qui a fait plusieurs études sur *Plasmodiophora Brassicae*, n'ayant jamais rencontré la fécondation au cours de la vie parasitaire, suppose que ce phénomène doit avoir lieu, lors de la germination, entre les zoospores.

ETAT DE LA QUESTION

Divisions nucléaires

Divisions somatiques.

La plupart des auteurs qui ont étudié l'évolution nucléaire chez les Plasmodiophoracées ont décrit deux sortes de divisions : une division de type spécial, dite cruciforme ou promitose, qui se rencontre dans les myxamibes et jeunes plasmodes, et une division sporogène qui ressemble à une méiose.

Au moment de la division des noyaux du plasmode, un anneau de chromatine apparaît dans le fuseau et entoure le nucléole chromatinien ou karyosome qui s'étire de sorte qu'à ce stade on voit, en projection, une croix formée de l'axe allongé de ce karyosome et, perpendiculairement à celui-ci, l'anneau chroma-

tique. Pour ces auteurs, à la métaphase, l'anneau se scinde en deux moitiés parallèles qui avancent vers les deux pôles respectifs pendant que le karyosome, étiré entre les deux anneaux, prend l'aspect d'une ancre double ou haltère. Arrivés aux pôles, les anneaux se resserrent et s'unissent à la moitié du karyosome qui s'est brisé en deux. Cet ensemble formé d'un demi-nucléole et d'une demie-plaque constitue le complexe chromatinien et devient, d'après Nawaschin, le nouveau noyau. En même temps, le fuseau peu développé disparaît et la membrane nucléaire, qui a persisté pendant la division, se contracte et se ferme autour des noyaux-fils. Pour Mlle Terby, le karyosome se divise souvent en deux parties inégales et il arrive même qu'un seul noyau-fils reçoit tout le nucléole, qui disparaît d'ailleurs, de telle sorte que l'autre noyau en est complètement dépourvu. Parfois, une grande partie du nucléole est abandonnée dans le cytoplasme. Pour cet auteur, dans les cellules-filles, le nucléole se reconstitue, *de novo,* au moyen d'une substance qui se détache des chromosomes.

Cette « cruciform division » annoncée par Nawaschin, Prowazek, Maire et Tison, a été reconnue par Cook et Schwartz chez *Pl. Brassicae*, par Cook chez *Ligniera Junci* et par Favorsky chez *Plasmodiophora*. Ce dernier auteur considère cette mitose, avec persistance de la membrane nucléaire, avec faible développement du fuseau et chromosomes peu distincts, comme anormale.

Bloomfield et Schwartz, ainsi que Webb chez *Sorosphaera Veronicae,* Winge et Horne chez plusieurs Plasmodiophoracées, ont décrit la promitose, mais, pour ces auteurs, l'anneau de chromatine n'est qu'une plaque équatoriale possédant un certain nombre de granules ou chromosomes.

Du même avis sont Wernham à propos de *Sorodiscus*, Milovidov de *Pl. Brassicae* et Couch d'*Octomyxa*.

Selon Prowazek d'abord, Maire et Tison ensuite, qui ont décrit avec beaucoup de détails la division cruciforme, la chromatine se dissocierait au moment de la division en deux substances, la trophochromatine qui reste dans le karyosome et l'idiochromatine qui sort du karyosome pour donner l'anneau.

Cook et Schwartz pensaient que ce type spécial de division n'appartenait qu'aux Plasmodiophoracées. C'est un caractère distinctif et propre à ces champignons. Ce type présenterait en

outre une grande valeur de diagnose et ces auteurs sont allés jusqu'à conclure que tout champignon qui se divise par promitose doit être placé d'emblée dans ce groupe. La plupart des chercheurs se sont ralliés à cette hypothèse et Tischler dans son *Allgemeine Pflanzenkaryologie* affirme que *Plasmodiophora Brassicae* représente le cas le plus typique de promitose.

Cependant, tous les auteurs reconnaissent que ces divisions ont été très rarement rencontrées. Ainsi Cook, chez *Ligniera Junci*, sur un nombre considérable de plasmodes à noyaux au repos, n'a rencontré qu'un seul cas où les noyaux se divisaient.

Les auteurs estiment que cette rareté est due au fait, qu'en raison de divers facteurs, humidité, température, le processus de division est très rapide et échappe aux observateurs. Pour Terby, la petitesse des noyaux télophasiques, qui doivent acquérir une certaine taille avant de se diviser, explique la pauvreté en figures cruciformes. Finalement, elle ne reconnaît plus la promitose et pense que la division végétative doit être semblable à celle des autres végétaux.

Divisions génératives.

D'après Nawaschin et Prowazek, le début de la phase sporogonique commence par la fusion en un seul plasmode de toutes les amibes qui se trouvent dans une cellule-hôte et par des modifications subies par les noyaux. Maire et Tison, signalent en même temps un accroissement de la sécrétion de matières grasses et de substances de réserve.

Les modifications des noyaux se manifestent d'abord par une augmentation de leur volume, ensuite par la réduction graduelle de la taille du karyosome qui se fragmente et disparaît dans le cytoplasme. En même temps, la chromatine est expulsée à son tour sous forme de granules, ou chromidies, intensément colorés et disposés surtout au niveau de la membrane nucléaire.

A la suite de cette perte de matériel chromatinien les noyaux ressemblent à des vacuoles vides. Ce stade akaryote, chromidial ou anucléé décrit avec soin et en détail par tous les auteurs, représenterait, pour eux, la période transitoire, l'instant de passage du stade végétatif, de promitose, au stade reproducteur, de méiose.

Pour beaucoup d'entre eux (Whiffen, Webb, Horne) c'est à ce stade qu'aurait lieu la caryogamie, mais les fusions nucléaires

n'ont jamais été vues. Pour Cook et Schwartz, le stade akaryote marque surtout le stade final de croissance du plasmode.

Etant donné que la membrane nucléaire persiste dans ces noyaux vidés, certains auteurs, notamment Milovidov, ont pensé que, peut-être, toute la chromatine ne sort pas du noyau et que la partie résiduelle demeurée dans le noyau servirait à l'édification des chromosomes. Cet auteur attribuait les grains ou chromidies à des restes de chondriosomes et à diverses inclusions.

Webb n'admet que l'expulsion du karyosome, la chromatine persistant intégralement dans le noyau. Nawaschin, au contraire, voyait à ce stade une dissolution totale du noyau et un mélange de celui-ci avec le cytoplasme.

Osborn, de même, pensait que ces noyaux étaient désagrégés et que de nouveaux noyaux se reformaient.

Enfin, Cook, chez *Ligniera Junci*, a observé que, pendant le stade akaryote, le noyau devient complètement incolore mais qu'au moment de la division, la chromatine fraîche réapparaît pour former les chromosomes de la méiose.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous allons exposer dans le présent travail nos observations sur la structure des noyaux et leurs divisions chez *Plasmodiophora Brassicae*. Nous essaierons de dégager les conclusions auxquelles nos remarques peuvent conduire dans la connaissance du cycle évolutif qui est strictement lié à l'évolution nucléaire.

Nous avons disposé d'un matériel abondant et en excellent état, grâce à M. le Pr G. Viennot-Bourgin : nous profitons de cette occasion, pour lui adresser une fois de plus nos vifs remerciements.

Les racines, à tous les stades, des plus fines, à peine infectées, jusqu'aux tumeurs les plus développées, ont été fixées par divers liquides : Helly, Nawaschin, Flemming et Regaud. Les colorants employés ont été l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, l'hématoxyline + éosine, le violet de gentiane et surtout la méthode de Feulgen qui s'avère de plus en plus utile dans l'étude de la caryologie des Champignons.

Les coupes ont été faites selon une épaisseur de 2 µ à 5 µ.

Nous envisagerons successivement l'examen des jeunes plasmodes, des plasmodes adultes, enfin, la formation des spores.

Jeunes plasmodes

Le Champignon se présente, à l'état jeune, dans le parenchyme cortical et médullaire, sous forme de lames de cytoplasme à structure presque homogène et à contours irréguliers.

Ces jeunes plasmodes envoient des prolongements ou pseudopodes très fins qui traversent les membranes cellulaires. Ces dernières se gonflent, le pseudopode les perfore et par ces ramifications le cytoplasme est déversé dans la cellule voisine ou même dans les cellules plus éloignées car ces pseudopodes peuvent s'infiltrer entre les cellules, dans les méats, avant de pénétrer à leur intérieur. Une fois installé, le nouveau plasmode se sépare de la masse initiale.

Dans ces plasmodes, les noyaux n'ont pas la même taille ni la même forme. Il y en a qui sont plus gros et de forme ovale, d'autres plus petits et fusiformes.

Chaque noyau est constitué d'une membrane, d'un fin réseau porteur de petits granules de chromatine, le tout disposé sur le pourtour de la membrane délimitant ainsi une cavité claire, la vacuole nucléaire des auteurs, au centre de laquelle baigne le nucléole.

Ces noyaux fusiformes, allongés ou parfois incurvés et que Maire et Tison considéraient comme des noyaux-fils issus de la promitose, sont entraînés par les courants cytoplasmiques du plasmode en croissance. On les voit tantôt de face, plus larges en leur centre qu'aux extrémités, tantôt de profil (Fig. I à V dans le texte et 1 à 4, Pl. I).

La réaction nucléale de Feulgen met en évidence de très belles images de ces noyaux effilés dans les fines ramifications du plasmode et dans les pseudopodes où les noyaux s'allongent et s'étirent lors de leur passage dans la cellule voisine. Aussitôt le flux de cytoplasme ralenti, les noyaux reprennent leur forme.

Pendant cette période végétative du plasmode qui s'accroît et envahit les cellules saines où il puise sa nourriture, les petits noyaux grandissent et leur forme devient ovale. Peu à peu, le plasmode se creuse de vacuoles. En même temps, on constate une tendance de ces noyaux agrandis à se rapprocher deux à deux. Cette tendance devient de plus en plus marquée et aboutit finalement à la fusion des noyaux par paires. Les images sont très démonstratives et d'une netteté remarquable. Nous avons rencontré des plasmodes contenant de petits noyaux fusiformes

à côté de noyaux de forme ovale, isolés ou accouplés et de gros noyaux de fusion. Dans d'autres plasmodes, presque tous les noyaux sont accouplés, sauf certains d'entre eux qui, ne trouvant pas de partenaire, se flétrissent et dégénèrent (Fig. VI à VIII).

Après la fusion nucléaire, le cytoplasme, riche en granulations de toutes sortes, précipitations vacuolaires, chondriosomes granuleux, produits de réserve, graisses, etc..., se condense autour des noyaux diploïdes qui demeurent reliés entre eux par des trabécules cytoplasmiques. Le matériel fixé au Flemming, Nawaschin ou Regaud et coloré par l'hématoxyline, nous a fourni des images nettes pour le cytoplasme et ses inclusions. Par contre, les noyaux sont loin de montrer la netteté et la finesse de structure telle que la méthode de Feulgen la révèle.

C'est à ce stade de jeune plasmode, qui représente la période de croissance et d'invasion, période prenant fin après la fusion nucléaire, que nos prédécesseurs ont décrit la division cruciforme.

Bien que des centaines de préparations aient été examinées, nous n'avons jamais rencontré le moindre indice de division. En comparant les figures données par les auteurs avec les images révélées par nos préparations, et en tenant compte de certaines descriptions et souvent de leurs hésitations, nous avons des raisons de penser que les noyaux fusiformes ont été confondus avec des fuseaux de promitose.

Maire et Tison interprètent de cette façon la variété de forme et de taille des noyaux de jeunes plasmodes : c'est au moment de la prophase que le noyau, d'abord sphérique, devient ellipsoïdal, puis fusiforme et porte à chaque pôle un petit centrosome avec des irradiations plus ou moins visibles.

Ces centrosomes dériveraient du karyosome, car ils sont souvent réunis à ce dernier par un filet chromatique. Le noyau fusiforme redevient à nouveau sphérique et se charge de chromatine empruntée également au karyosome. Les noyaux-fils sont fusiformes aussi mais ils s'arrondissent à leur tour en grossissant.

Mlle Terby décrit également, dans les plasmodes végétatifs, des noyaux de diverses tailles, de gros, de petits, et d'autres de dimensions intermédiaires. Ces noyaux qui possèdent un volumineux karyosome ne sont pas tous au même stade d'évolution. L'auteur constate l'existence, à chaque pôle du noyau, d'un ou de

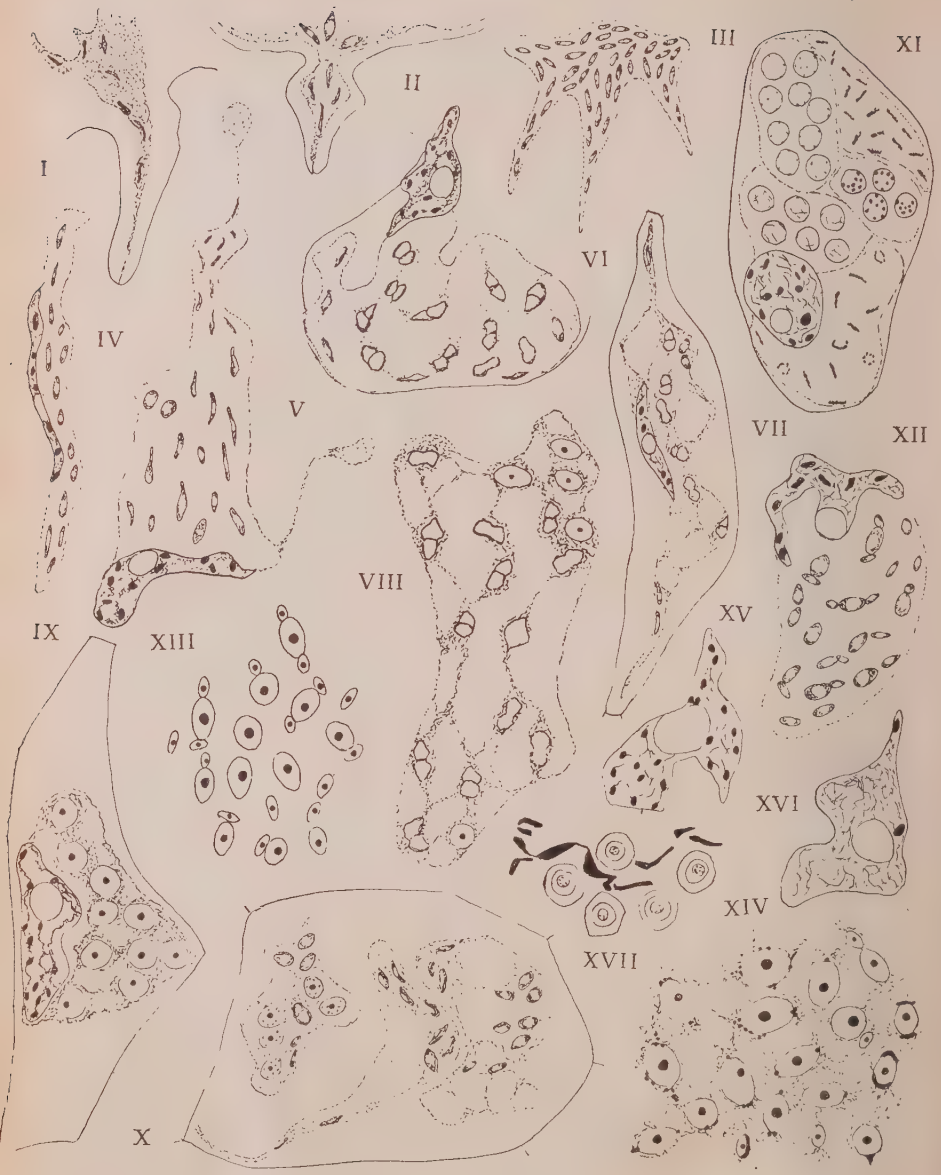
plusieurs granules colorés en noir par l'hématoxyline après fixation au Benda, d'où partent des filaments qui rayonnent dans le cytoplasme. Mlle Terby reconnait que les fixateurs contenant de l'acide acétique endommagent les figures nucléaires et en exagèrent la portée. C'est probablement à cette altération que sont dûs, croyons-nous, les prétendus ligaments qui lient entre eux, selon l'auteur, les noyaux voisins. Mlle Terby décrit ensuite, à ce stade, la présence de vésicules ou aires nucléaires (les centrosphères de Belar) aux pôles des noyaux. A ces vésicules serait réservé le rôle de recevoir à la télophase le complexe chromatinien, karyosome et anneaux-fils. Visibles dès la prophase, les vésicules semblent remplies d'un liquide clair analogue à celui de l'enchylème nucléaire.

Pour Miloviдov, la présence des noyaux fusiformes et arrondis dans le même plasmode, noyaux fournis aux pôles de fibres astériales et de centrosomes, serait due à l'existence, côte à côte, de divisions végétatives et génératives car, pour cet auteur, il n'y aurait pas de limite entre ces deux stades.

Dans son mémoire sur la cytologie de *Plasmodiophora*, Miloviдov a donné de belles planches en couleur, d'après des préparations fixées au Regaud, Nawaschin et surtout au Némec II avec coloration selon la méthode de Volkonski. Par cette méthode, ce cytologiste a coloré le fuseau, la membrane nucléaire, les centrosomes et les divers corpuscules de nature inconnue (unbekannter Natur) en rouge, tandis que la chromatine seule est teintée en bleu verdâtre.

Les Fig. XII, XIII et XIV, montrent, d'après nos préparations au Helly - Feulgen, Regaud et Nawaschin - hématoxyline, des noyaux au même stade. Nous retrouvons des aspects qui rappellent les figures des auteurs. On se rend facilement compte de la valeur des renseignements qu'on peut tirer d'une telle comparaison entre les mêmes images, traitées différemment. En quelque sorte, l'une éclaire l'autre.

On peut résumer brièvement ces considérations en disant que les fibres asiériales ne sont que les trabécules cytoplasmiques qui relient les noyaux entre eux, que les centrosomes, des granules correspondant à diverses inclusions cytoplasmiques, que les vésicules décrites par Mlle Terby ne sont que des petits noyaux que le hasard a placé parfois au voisinage des pôles des noyaux plus gros.


I
II
III
XI
IV
VI
V
VII
XII
VIII
XV
IX
XIII
XVI
XIV
XVII
X

Dans certains noyaux, la chromatine colorée en bloc et disposée aux extrémités du noyau rappelle les anneaux chromatiques des auteurs.

N'oublions pas que dans les jeunes plasmodes, les noyaux très plastiques soumis constamment aux courants cytoplasmiques, changent de forme; ils apparaissent tantôt de profil, tantôt de face, et l'aspect de leur structure suit le mouvement et peut se prêter à des interprétations diverses. Mais, jusqu'ici, personne ne semble avoir relevé ce fait.

LEGENDE DES FIGURES

Fig. I à VIII, X à XII et XV à XVII. — Helly-Feulgen.

Fig. I et II. — Les pseudopodes traversent les membranes cellulaires gonflées. Noyaux étirés.

Fig. III. — Jeune plasmode formé par la fusion des myxamibes issues de la germination des spores dans une grosse tumeur.

Fig. IV. — Jeune plasmode dans une cellule parenchymateuse aplatie. Le noyau est très allongé.

Fig. V. — Très fins pseudopodes envoyés dans les cellules voisines.

Fig. VI, VII et VIII. — Fusions nucléaires dans divers plasmodes. On remarque la forme lobée du noyau de la cellule-hôte.

Fig. IX. — Noyaux diploïdes et noyau de la cellule hypertrophiée (Nawaschin-Violet de gentiane).

Fig. X. — Trois plasmodes coexistant dans la même cellule. Les noyaux sont à divers stades d'évolution.

Fig. XI. — Cinq plasmodes dans la même cellule; certains noyaux se trouvent au repos, d'autres, au début et à la fin de la prophase. Dans deux îlots, ils sont en métaphase I. Le noyau de la cellule conserve sa forme.

Fig. XII à XIV. — Trois aspects différents de la même image traitée en XII par Helly-Feulgen; les noyaux du plasmode présentent la chromatine disposée à la périphérie et délimitant un espace clair. Le noyau de la cellule est lobé, le nucléole occupe l'extrémité d'un lobe; en XIII, Regaud-Hématoxyline, on remarque la taille diverse des noyaux : XIV, Nawaschin-Hématoxyline, les noyaux sont reliés par des trabécules cytoplasmiques. Des granulations figurent autour de la membrane et aux pôles des noyaux.

Fig XV et XVI. — Deux aspects des noyaux de la cellule. Dans le premier, des granules de chromatine sont reliés par quelques filaments; dans le second, on ne distingue que deux gros granules et un lacis de filaments qui s'entrecroisent.

Fig XVII. — Des fragments de chromatine du noyau désorganisé figurent entre les spores.

Plasmodes adultes

Les plasmodes qui contiennent les noyaux diploïdes n'ont pas le même aspect que les jeunes plasmodes. Leur contour est régulier, ils n'envoient pas de pseudopodes, car ces plasmodes ne se déplacent pas, ils demeurent à l'état de repos. Il arrive parfois qu'ils se séparent en îlots arrondis, renfermant chacun un certain nombre de noyaux diploïdes. Nous avons compté, dans des cellules-hôtes géantes, jusqu'à cent noyaux diploïdes répartis dans des territoires presque arrondis (les kystes des auteurs) et contenant chacun de 1 à 14 noyaux. Le nombre de plasmodes isolés dans la même cellule ne dépasse pas quatre ou cinq. Parfois, les masses demeurent en contact par les trabécules cytoplasmiques qui les relient, mais, finalement, ces plasmodes se resserrent et s'isolent complètement. A ce stade, la croissance s'arrête.

Pour Cook et Schwartz, la croissance du plasmode cesse lorsqu'il n'y a plus d'aliments, et, c'est à ce moment que les noyaux passent par le stade akaryote dont nous avons parlé plus haut, pendant lequel chromatine et karyosome sont expulsés dans le cytoplasme.

En réalité, il ne s'agit pas d'expulsion; les noyaux dits akaryotes ne sont que des noyaux de fusion à l'état de repos, état caractérisé, comme chez tous les végétaux, par une faible chromaticité, et où l'hématoxyline dont nos prédécesseurs se sont presque exclusivement servi ne parvient pas à déceler la structure réelle. Par contre, la méthode de Feulgen met en évidence un réseau fin et large, porteur de six à huit granules, un nucléole de petite taille, que le vert lumière teinte en vert pâle, et une membrane nucléaire nette. Le violet de gentiane et l'hématoxyline colorent intensément ce petit nucléole (Fig. IX et 5, Pl. I).

Dans les noyaux diploïdes, la chromatine demeure entière et sa présence se révèle et s'accentue au moment de la division.

La méiose et la formation des spores.

La division du noyau diploïde présente tous les caractères d'une méiose. Dans ces noyaux à peine colorés, des filaments chromatiques font leur apparition. Fins d'abord, ils s'épaississent et se raccourcissent par la suite, pour donner, à la fin de la prophase, des chromosomes définitifs. Des figures de synizesis,

de diacinèse ont été décrites par certains auteurs dans diverses Plasmodiophoracées. La rapidité des phases prophasiques initiales ne nous a permis que rarement de saisir quelques aspects fugitifs de cette transformation. Par contre, à la fin de la prophase, des filaments courts et épais, au nombre de huit, aboutissent, en se condensant, à donner les bivalents, faciles à dénombrer surtout après la réaction nucléale.

Le même nombre de chromosomes a été signalé par d'autres auteurs. Prowazek, Maire et Tison ont signalé huit masses chromatiques. Mlle Terby admet également huit chromosomes ou même un nombre supérieur à celui-ci, alors que Horne trouve $2n = 4$. Ni Cook et Schwartz, ni Milovidov n'ont compté les chromosomes dans cette espèce. Dans les autres Plasmodiophoracées, ce nombre oscille entre 4, 6, 8 et 16, avec prédominance de $2n = 8$. Ce nombre de huit chromosomes semble d'ailleurs assez répandu chez les Myxomycètes en général.

A la fin de la prophase, la membrane nucléaire disparaît. Le nucléole persiste encore et on le retrouvera à la métaphase au centre de la plaque équatoriale. Il finira bientôt par disparaître dans le cytoplasme.

A l'anaphase, la disjonction et l'ascension des chromosomes-fils présentent les mêmes aspects que dans le noyau d'un asque ou d'une baside, c'est-à-dire que ces deux actes ne se produisent pas en même temps pour tous les chromosomes. On trouve, à côté de couples non disjoints, d'autres déjà séparés et dont les éléments s'acheminent vers les pôles.

Arrivés aux pôles, les chromosomes moitié plus petits que ceux de la métaphase se groupent pendant qu'une membrane nucléaire se forme autour d'eux (Fig. 6 à 11, Pl. I).

Toutes les divisions qui ont lieu dans un même plasmode sont simultanées, processus reconnu par tous les auteurs.

Lorsque plusieurs plasmodes coexistent dans une même cellule, ils semblent confluer en une masse qui remplit plus ou moins la cellule envahie. Toutefois, ces plasmodes conservent chacun leur individualité qui est révélée par l'état différent de leur évolution nucléaire. Ainsi, on trouve, dans un territoire, des métaphases simultanées qui voisinent avec des plages où les noyaux sont au repos ou esquissent leur entrée en prophase et même en anaphase. Très souvent, des espaces clairs limitent, comme des parois, les plasmodes et cette distinction peut se maintenir longtemps (Fig. XI).

Après la première division, les noyaux-fils passent par un court stade de repos pendant lequel le cytoplasme se condense autour d'eux en formant de petites cellules nues, sans membrane, plus ou moins polyédriques. A partir de ce stade, le thalle du Champignon cesse d'être un plasmode plurinucléé et devient un amas de cellules uninucléées et dépourvues de membrane. Le noyau de ces premières cellules ne tardera pas à se diviser.

Les étapes qui marquent les débuts de la prophase sont peu distinctes, mais à la fin de ce stade on peut facilement retrouver les huit petits chromosomes (Fig. 12 et 13, Pl. I).

Les métaphases sont très nettes et les anaphases régulières (Fig. 14, 15 et 16, Pl. I).

Nous avons obtenu à ce propos de très belles images montrant dans chaque noyau deux petites plaques parallèles, se dirigeant chacune vers un pôle. Toutes ces divisions sont simultanées comme dans la première et ne présentent rien de particulier, sauf pour Horne, qui décrit une promitose. Pour Cook et Schwartz, la seule différence entre ces deux divisions réside dans la taille des fuseaux. Ces auteurs ont mesuré le diamètre de plaques équatoriales et ont trouvé 1,6 μ au cours de la première et 0,8 μ au cours de la seconde mitose.

Certains auteurs ont signalé des centrosomes et des asters aux pôles des fuseaux; Mlle Terby a noté dans la seconde mitose un granule ou blépharoplaste à chaque pôle. Après la formation des spores, ce granule qui accompagne chaque noyau s'écarte de la membrane nucléaire, traverse le cytoplasme de la spore et se place près de l'endroit où se produit le fouet de la future zoospore.

Nous n'insisterons pas sur ces subtiles observations et nous nous contenterons de signaler que dans nos diverses préparations nous n'avons pas rencontré ce granule à rôle spécial ni aux pôles du fuseau ni dans les spores et que les granules qui figurent dans ces dernières correspondent plutôt à des chondriosomes ou autres inclusions cytoplasmiques.

Kunkel et Horne n'ont jamais rencontré ni asters ni centrosomes dans les divisions du sporange. Horne pense que la présence de ces éléments ne révèle pas un caractère distinctif de la méiose.

Après la formation des noyaux-fils, le cytoplasme, les entoure et délimite de nouvelles petites cellules nues et disposées en file

(Fig. 17, Pl. I). Il n'y a pas de tétrade. Whiffen a signalé chez *Octomyxa achlyae*, à la méiose, la présence d'un fuseau quadripolaire qui caractérise uniquement cette espèce.

Les cellules issues de cette deuxième division du noyau de fusion s'arrondissent ou perdent leur contour et se transforment en cellules amiboïdes. Ces cellules se divisent à leur tour. Les images de division nucléaire sont très belles et fort nettes. Les huit petits chromosomes sont discernables aussi bien à la métaphase que sur les plaques polaires.

Il est à remarquer que, dans cette dernière division, les mitoses ne sont pas strictement simultanées et si l'on trouve des groupes de cellules au même stade d'évolution nucléaire comme sur la Fig. 20, Pl. I, dans d'autres, les noyaux se montrent en métaphase, anaphase ou télophase (Fig. 21, Pl. I).

Après la division, de petites cellules s'isolent à nouveau, disposées en file comme dans la division précédente. Ces cellules peuvent envoyer de courts prolongements, ou s'arrondir et former les spores définitives (Fig. 22, 23 et 24, Pl. I). Nous pensons que ces deux générations de cellules arrondies ont conduit certains auteurs à croire à l'existence de deux sortes de spores, de grandes et de petites.

Cette dernière division qui a lieu dans le sporange rappelle, en somme, la troisième division qui s'effectue dans l'asque et dans de nombreuses basides.

Horne a signalé également une troisième division qui se produit avant la formation des spores, mais Cook et Schwartz l'ont catégoriquement niée. Pour ces auteurs, après les deux divisions du sporange, aucune autre ne s'effectue avant la germination des spores.

L'enkystement des cellules en éléments arrondis après chaque division, puis leur transformation en cellules amiboïdes, phénomène constaté souvent dans nos préparations, a été décrit par Woronin dans ses observations sur les spores *in vivo*. Cet auteur a remarqué que ces éléments, selon que les conditions sont favorables ou non, s'enkystent en s'arrondissant ou envoient des prolongements, mais peuvent aussitôt reprendre leur forme sphérique et de nouveau la modifier en poussant des pseudopodes. Il a observé dans certaines amibes de fines ramifications qui cherchent à pénétrer dans les cellules de la plante-hôte.

Les spores définitives contiennent un cytoplasme granuleux

et un noyau pourvu d'une membrane, d'un nucléole et de petits granules chromatiques reliés par de fins filaments disposés, en général, sur le pourtour de la membrane et manifestant le plus souvent une certaine polarité. Les spores sont délimitées dans les sporanges par des zones hyalines et la pellicule qui les entoure ne donne pas, selon les chercheurs, les réactions de la cellulose comme chez les vrais Myxomycètes.

Dans les sporanges mûrs, les spores semblent agglutinées en une grappe dans une masse gélatineuse incolore et transparente selon l'expression de Woronin. Sous cet aspect et protégé par la membrane de la cellule-hôte, car ces sporanges sont dépourvus de membrane propre ce qui les distingue des Myxomycètes, le parasite peut se conserver un certain temps.

Pour les auteurs, la mise en liberté des spores ne se réalise que lorsque la membrane de cellules parenchymateuses, décomposées au contact prolongé de la terre humide, se dissocie en laissant libres, à nu, les sporanges bourrés de spores. Pinoy pensait même qu'une symbiose s'établissait entre le parasite et les bactéries du sol qui désagrègent les tissus. A ce propos, nous pensons que les bactéries du sol serviraient surtout comme nourriture en attendant celle que le champignon trouvera dans les tissus de la racine.

Une fois les spores libres, et dans des conditions favorables, d'humidité par exemple, le contenu de celles-ci sort comme une petite masse gélatineuse fusoïde, douée de mouvement, et chemine librement pour pénétrer dans les racines. Mais personne n'a vu jusqu'ici comment cette amibe pénètre et gagne les tissus. Pour les auteurs, le premier signe d'infection est la présence du plasmode plurinucléé dans les cellules atteintes.

Nous n'avons pas suivi le devenir des spores dans le sol, nous n'avons vu ni leur germination ni le processus d'infection des racines, mais les phénomènes qui se passent sur place, dans les tissus envahis, nous autorisent à penser que peut-être l'infection initiale se réalise dans des conditions semblables.

En effet, nous avons observé, dans les grosses tumeurs surtout, que les spores germent sur place, perdent leurs contours sphériques, s'allongent et que leurs noyaux suivent le mouvement, en devenant fusiformes. Ces transformations n'atteignent pas simultanément toutes les spores dans le même sporange et certains îlots conservent leur aspect. Une ligne hyaline semble encore les délimiter (Fig. 25, Pl. I).

Peu à peu, ces cellules allongées se détachent de l'amas de spores, se confondent et acquièrent l'aspect de jeunes plasmodes qui ne tarderont pas à envoyer des pseudopodes, parfois très fins et longs, dans les cellules voisines non encore envahies.

Ces cellules à noyaux fusiformes et à cytoplasme nu, qui mélangent dès la germination leurs cytoplasmes pour former les jeunes plasmodes, rappellent les myxamibes fusoïdes décrites par Woronin et obtenues isolément par la germination des spores dans l'eau.

Nous avons observé que dans les tissus de l'hôte, si une petite cellule amiboïde traverse la paroi cellulaire et se trouve seule, sans partenaire, elle s'enkyste d'abord et dégénère ensuite. Pour que cette petite cellule soit viable il faut qu'elle s'associe à d'autres, en donnant le plasmode qui représente le stade initial du thalle ou de l'appareil végétatif du champignon.

A ce point de vue, nos observations ne concordent pas avec celles de la plupart de nos prédécesseurs. Pour ces derniers, tous les noyaux du plasmode sont les produits du seul noyau de l'amibe qui infecte la cellule de l'hôte. Cette myxamibe divise son noyau un grand nombre de fois jusqu'au moment de la copulation, phénomène qu'aucun auteur n'a précisé jusqu'ici.

Nous admettons, par conséquent, une plasmogamie qui s'effectue aussitôt après la germination des spores, sans passer par le stade de zoospores, décrits chez les vrais Myxomycètes, stade supprimé par la vie parasitaire qui change, simplifie et annule certaines phases du cycle évolutif.

A cette plasmogamie succède, à la fin du stade végétatif, la fusion nucléaire, la caryogamie, qui aboutit à la formation des noyaux diploïdes comme nous venons de l'exposer.

Rappelons à ce propos que certains auteurs, notamment Webb et Horne, admettent que la phase végétative du plasmode est haploïde; pour d'autres, Jones, Cook et Schwartz, et avant eux, Prowazek, cette phase est diploïde.

Remarques sur le mode d'infection

En tenant compte des phénomènes qui ont lieu dans les sporanges, à l'intérieur des tissus de l'organe attaqué, nous pensons que la première infection doit suivre le même chemin. C'est-à-dire que, lorsque les conditions sont favorables, l'humidité par

exemple, les spores germent dans le sol et forment aussitôt des plasmodes capables de se déplacer et d'atteindre par leurs mouvements cytoplasmiques propres et par leurs prolongements, qui rappellent les cils ou les flagelles des auteurs, les racines qu'ils vont infecter. Ensuite, par leurs fins pseudopodes, ils s'infiltrent, en perforant les membranes, à l'intérieur des cellules superficielles, comme ils le font dans les tissus déjà envahis. Des éléments amiboïdes peuvent s'insinuer isolément mais plusieurs à la fois pour se confondre ensuite.

A ce point de vue les expériences de Woronin sont intéressantes à signaler. Sur les plantules cultivées dans l'eau infectée d'amibes, l'auteur n'a pas décelé d'éléments isolés, ni dans les poils radicaux ni dans les cellules épidermiques, mais bien seulement des plasmodes et ceci avant même l'apparition du premier indice d'infection, boursouflure ou hypertrophie.

Selon Woronin, les racines sont envahies à la fois par un très grand nombre de myxamibes, mais l'auteur ne peut pas indiquer avec précision comment se réalise ce mode d'infection et se demande jusqu'à quel point les mouvements libres et ceux de reptation des myxamibes jouent un rôle dans l'infection de la plante.

Jones pense que les gamètes pénètrent dans les tissus de l'hôte isolément ou après s'être unis à d'autres. De son côté, Kunkel à la suite de ses intéressantes recherches sur *Spongospora subterranea,* parasite de *Solanum tuberosum,* admet que l'infection ne saurait se produire que par plusieurs myxamibes réunies en un plasmode et que les racines jeunes ou âgées peuvent être infectées à la fois.

Des expériences réalisées par Chupp ont démontré que les plantules restent en bon état lorsqu'elles sont éloignées au moins de 12 cm. des racines infectées. Du même avis sont Cook et Schartz. Ces derniers ont vu des corps sphériques agglomérés à quelques poils radicaux et présentant des mouvements amiboïdes. Ils pensent que ces éléments sont capables de grimper par reptation vers la base des poils.

Nos observations sur le cheminement des plasmodes à l'intérieur de la racine rejoignent celles de Kunkel sur *Spongospora.* D'après cet auteur, le plasmode s'insinue dans le périderme jusqu'à l'assise cambiale et, par ses pseudopodes, glisse entre les cellules, dans les espaces intercellulaires, et pénètre ensuite à leur intérieur en se substituant à leur cytoplasme.

Mais si le passage d'une cellule à l'autre a été pressenti par Woronin et soutenu et confirmé par d'autres, il n'est pas admis par tous les auteurs.

Pour Nawaschin, cette migration est exclue parce que, dit l'auteur, le plus souvent la cellule infectée est entourée de cellules saines. A ce propos, nous avons remarqué que souvent des cellules infectées, isolées, sont entourées de cellules apparemment saines mais vides de tout contenu, à part le noyau qui demeure presque intact. Nous nous sommes demandé si le champignon ne tirerait pas sa nourriture, jusqu'à un certain point, de ces cellules voisines? Nawaschin pense que la formation des foyers infectés ne se fait que dans les stades les plus jeunes du développement du tissu primaire de la racine. En un mot, l'extension d'un foyer à partir d'une cellule ne se produirait que par la division de la première cellule attaquée, les cellules-filles entraînant avec elles les éléments du plasmode initial.

Cook et Schwartz admettent à leur tour, comme seule manière de propagation de la maladie, le cloisonnement des cellules-hôtes, la présence du parasite stimulant la division du noyau de la cellule lésée.

Cependant, ces auteurs admettent que les gamètes seuls peuvent émigrer d'une cellule à l'autre, mais une fois la pénétration réalisée, il n'y a pas d'autre propagation que celle due à la division de la cellule ce qui permet au champignon d'infecter deux cellules à la fois. Du même avis est Hisinger à propos de *Tetramyxa parasitica* sur *Ruppia rostellata*.

Le cloisonnement des cellules infectées et surtout leur hypertrophie caractérisent les tissus malades. Les cellules atteignent parfois de très grandes dimensions et deviennent, selon l'expression de Kunkel, des cellules géantes.

Cette hypertrophie cellulaire entraîne celle du noyau. Ce dernier conserve d'abord sa structure pendant un certain temps, puis en s'hypertrophiant, il change d'aspect, de sphérique, il devient lobé, plus ou moins allongé, parfois complètement aplati selon la façon dont il est affecté par la masse du plasmode. Ce n'est que plus tard, dans les sporanges remplis de spores, que le noyau présente une suite d'aspects qui le conduisent à une dégénérescence, une désagrégation très marquée (Fig. XV à XVII). La membrane nucléaire disparaît, de même que le nucléole après avoir fortement grossi; finalement la chromatine nucléaire sous forme de taches ou traînées s'éparpille entre les spores.

RÉSUMÉ

Nous dégagerons de nos observations sur le développement du *Plasmodiophora Brassicae*, les noyaux et leurs divisions, la formation des spores et leur germination, les faits suivants :

Les jeunes plasmodes sont constitués d'un cytoplasme presque homogène qui contient un nombre plus ou moins élevé de noyaux fusiformes et de diverses tailles. Ces plasmodes se ramifient, envoient des prolongements ou pseudopodes très fins qui traversent les membranes cellulaires, s'infiltrent entre les cellules et pénètrent à leur intérieur. Par ces prolongements, le cytoplasme et les noyaux sont déversés dans la cellule envahie. Une fois installé, le nouveau plasmode se sépare de la masse initiale.

Les noyaux sont pourvus d'une membrane, d'un fin réseau porteur de petits granules de chromatine, le tout disposé sur le pourtour de la membrane délimitant ainsi une cavité claire au centre de laquelle baigne le nucléole.

Aucune division nucléaire n'a lieu dans ces jeunes plasmodes qui représentent le stade de développement et d'invasion pendant lequel les petits noyaux s'accroissent et leur forme devient ovale.

La division cruciforme décrite dans les premiers stades de formation du plasmode n'existe pas. Les noyaux fusiformes ont dû être confondus avec des fuseaux de division dans les descriptions qui ont été données de la promitose.

Très probablement, l'idée de ces divisions complexes a-t-elle été inspirée par celles décrites chez les Protistes, diverses amibes, où la chromatine est englobée dans l'unique karyosome nucléoliforme, auxquelles elles ont été comparées.

Les plasmodes plus âgés se creusent de vacuoles pendant que leurs noyaux accusent une tendance à se rapprocher deux à deux. Finalement les noyaux s'associent par paires et se confondent jusqu'à complète fusion. Dans ces plasmodes adultes, les noyaux diploïdes, issus de la fusion des noyaux copulateurs, demeurent à l'état de repos, pendant un certain temps.

Ces plasmodes ne se ramifient pas, n'envoient plus de pseudopodes, car ils ont perdu le pouvoir de se déplacer et de passer d'une cellule à l'autre. Souvent ces plasmodes se séparent en îlots arrondis qui renferment chacun un nombre variable de noyaux diploïdes.

Les noyaux diploïdes sont caractérisés par leur faible chroma-

ticité. Les granules ou chromocentres sont réunis par des filaments à peine discernables. Cet aspect du noyau correspond au stade akaryote ou anucléé décrit par les auteurs.

A la fin de la période végétative, les noyaux diploïdes se divisent trois fois pour fournir les noyaux des futures spores et amibes.

La première division offre tous les caractères d'une méiose et présente les mêmes aspects que dans le noyau de l'asque ou de la baside.

Toutes les divisions qui ont lieu dans un même plasmode sont simultanées. Dans les cellules où le nombre de plasmodes est plus élevé, ceux-ci gardent leur individualité démontrée par les divisions nucléaires qui ne sont pas toutes au même stade d'évolution.

Après la première division du noyau de fécondation, le cytoplasme se condense autour des noyaux-fils et sépare de petites cellules nues, sans membrane. A partir de ce stade, le thalle du champignon cesse d'être un plasmode plurinucléé et devient un amas de cellules uninucléées.

Les cellules issues de la première division se divisent à leur tour, les mitoses sont normales et simultanées sans aucun caractère particulier. A la suite de cette seconde division il se forme des cellules plus petites que les précédentes et disposées en file. Ces cellules s'arrondissent et sont capables de devenir amiboïdes.

Une troisième et ultime division a lieu dans ces petites cellules pour donner les spores définitives. Ces dernières, entourées d'une pellicule claire et hyaline, peuvent se conserver, protégées par la membrane de la cellule-hôte qui leur sert de paroi.

Dans toutes les divisions, le nombre de chromosomes est de huit.

A la méiose, les chromosomes sont deux fois plus gros que dans les deux autres divisions. Les plaques équatoriales sont nettes et les fuseaux ne portent aucun granule ou centrosome aux pôles.

Les spores peuvent germer sur place, dans les tissus envahis, en se transformant en cellules allongées à noyaux fusiformes, les myxamibes, qui se réunissent aussitôt pour donner les jeunes plasmodes capables d'infecter d'autres régions saines.

Le cycle évolutif de ce champignon peut se dérouler entièrement dans l'organe parasité.

En tenant compte du comportement nucléaire, on peut résumer ainsi ce cycle évolutif :

Les myxamibes issues de la germination des spores fusionnent dès le début leurs cytoplasmes pour former les jeunes plasmodes. Il n'y a pas de caryogamie à ce stade. Les noyaux des myxamibes ont la même taille et le même taux de chromatine que les noyaux des spores.

La plasmogamie est suivie de la caryogamie, à la fin de la vie végétative lorsque les noyaux ont acquis, en grandissant, une certaine maturité qui les rend capables de fusionner par paires. Les noyaux copulateurs appartiennent à des amibes issues du même sporange.

Les noyaux de fusion dans les plasmodes adultes représentent le stade diploïde.

Le passage de la phase diploïde à la phase haploïde se réalise au moment de la division réductionnelle du noyau de fécondation.

Les spores, les amibes et les jeunes plasmodes représentent la phase haploïde.

Travail réalisé au Laboratoire de Biologie Végétale de la Sorbonne. Paris.

BIBLIOGRAPHIE

Belar (K.). — Der Formwechsel der Protistenkerne. Jena 1926.

Bloomfield (J.) and Schwartz (E.). — Some observations on the tumors on *Veronica chamaedrys* caused by *Sorosphaera Veronicae*, *Ann. of Bot.*, 24, 1910.

Cayley (Dorothy M.). — Some observations on Mycetozoa of the genus *Didymium*, *Trans. Brit. Myc. Soc.*, 14, 1929.

Chadefaud (M.). — Biologie des Champignons, 1 vol. *Gallimard* Edit., Paris, 1944.

Chatton (Ed.). — Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens, *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 45, 1910.

Chupp (C.). — Studies on Clubroot of cruciferous Plants, *Cornell Univ. Agric. Exper. Stat. Bull.*, 387, 1917.

Cook (W. R. I.). — The methods of nuclear division in the Plasmodiophorales, *Ann. of Bot.*, 42, 1929.

— The life-history of *Sorodiscus radicicolus* sp. nov., *Ann. Myc.*, 29, 1931.

Cook (W. R. I.) and Schwartz (E. J.). — The life-history of *Sorosphaera radicale*, *Ann. of Bot.*, 43, 1929.

— The life-history, cytology and methods of infection of *Plasmodiophora Brassicae* Woron., the cause of Finger-an-Toe disease of Cabbages and others crucifers, *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 218 B, 1930.

Couch (J. N.), Leitner (J.) and Wiffen (Alma). — A new genus of the Plasmodiophorales, *Jour. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, 55, 1939.

Cuttler (V. M.). — The cytology of the Fungi, *Ann. Rev. Microbiol.*, U.S.A., 5, 1951.

Dalleux (Mlle G.). — Recherches sur les plasmodes de deux Myxomycètes, *Rev. de Cytol.*, IV, 1939.

Dangeard (P. A.). — Contribution à l'étude des Acrasiées, *Le Botaniste*, série 5, 1896.

— Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des Champignons, *Le Botaniste*, série 22, 1931.

Dangeard (Pierre). — Notes biologiques et cytologiques sur un Myxomycète (*Didymium clavus*), *Le Botaniste*, série 33, 1947.

Elliott (E. W.). — The swarm-cells of Myxomycetes, *Journ. Washington Ac. Sc.*, 38, 1948, 1.

— Idem, *Mycologia*, U.S.A., 41, 2, 1949.

Elisson (B.R.). — Flagellar studies on zoospores of some members of the Mycetozoa, Plasmodiophorales and Chytridiales, *Mycologia*, 37, 1945.

Favorski (A.). — Nouvelle recherche sur le développement et la cytologie de *Plasmodiophora Brassicae* Woron., *Mém. Soc. Nat.*, Kiev, 20, 1906.

Feldmann (J.). — Une nouvelle espèce de *Plasmodiophora* (*P. bicaudata*), parasite de *Zostera marina*, Roth., *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du N.*, 35, 1944.

Fron (G.) et Gaillat (A.). — Contribution à l'étude du genre *Ligniera*, *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 41, 1925.

Gilbert (F. A.). — On the occurrence of biflagellate swarm-cells in certain Myxomycetes, *Mycologia*, 19, 1927.

— Spore germination in Myxomycetes : a comparative study by families, *Am. Journ. Bot.*, 16, 1929.

Gilbert (H. C.). — Critical events in the life-history of *Ceratiomyxa*, *Am. Journ. Bot.*, 22, 1935.

Guilliermond (A.), Mangenot (G.) et Plantefol (L.). — Traité de Cytologie végétale, *Le François* Edit., Paris, 1933.

Hawker (L. E.). — The physiology of Myxomycetes, *Brit. Mycol. Soc. Trans.*, 35, 1952.

Heim (Mme P.). — Observations sur le noyau des Ascomycètes, *Rev. de Myc.*, 17, 1952.

— Observations sur le noyau des Basidiomycètes, *Rev. de Myc.*, 19, 1954.

— Le noyau dans le cycle évolutif du *Plasmodiaophora Brassicae* Woron., *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 240, 1955.
— Sur les divisions nucléaires dans *Plasmodiophora Brassicae* Woron., *Ibid.*
Hisinger (E.). — Recherches sur les tubercules du *Ruppia rostellata* et du *Zanichellia polycarpa*, provoqués par le *Tetramyxa parasitica*, Notice préliminaire, *Meddel. Soc. Fauna et Flora fennicae*, 14, 1888.
Horne (A. S.). — Preliminary note on *Spongospora Solani* Brunch., *Ann. of Bot.*, 25, 1911.
— Nuclear division in the Plasmodiophorales, *Ibid.*, 44, 1930.
Howard (F. L.). — Nuclear division in plasmodia of *Physarum*, *Ann. of Bot.*, 46, 1932.
Jahn (E.). — Myxomyceten Studien, 6. Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen, *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 28, 1907.
— *Idem.*, 8. Der Sexualakt, *Ibid.*, 29, 1911.
— *Idem.*, 14. Die Organe des Plasmodiums, *Ibid.*, 50, 1932.
— *Idem.*, 15. Somatische und generative Kernteilungen, *Ibid.*, 51, 1933.
— *Idem.*, 16. Die Kernphasen und die Zahl der Chromosomen, *Ibid.*, 54, 1936.
Jones (P. M.). — Morphology and Cultural History of *Plasmodiophora Brassicae*, *Arch. f. Protist.*, 62, 1928.
Karling (J. S.). — The Plasmodiophorales, *Mem. Torrey Bot. Club*, 19, 1942.
Kränzlin (Hélène). — Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trechien und Arcyrien, *Arch. f. Protist.*, 9, 1907.
Kunkel (L. O.). — A contribution to the life-history of *Spongospora subterranea*, *Journ. of Agr. Res.*, 4, 1915.
Locquin (M.). — Recherches sur les simblospores de Myxomycètes, *Bull. Soc. Linn.*, Lyon, 18, 1949.
Lutman (B. F.). — Studies on club-root. The relation of *Plasmodiophora Brassicae* to its host and the structure of its plasmodium, *Ver. Agr. exp. Sta. Bull.*, 175, 1913.
Maire (R.) et Tison (A.). — La cytologie des Plasmodiophoracées du groupe des Phytomyxinées, *Ann. Myc.*, 7, 1909.
— Nouvelles recherches sur les Plasmodophoracées, *Ibid.*, 9, 1911.
Mangenot (G.). — Action des colorants vitaux sur les plasmodes de *Fuligo septica* Gmel., *C. R. Soc. Biol.*, 110, 1932.
— Sur les plasmodes de *Fuligo septica* Gmel.,*Idem.*, 112, 1933.
— Recherches cytologiques sur les plasmodes de quelques Myxomycètes, *Rev. Cyt. et Cytoph. vég.*, 1, 1934.
Molliard (M.). — Une nouvelle Plasmodiophoracée parasite du *Triglochin palustre* L., *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 56, 1909.
Moreau (F.). — Les champignons, I. *Encyclopéd. Mycol.*, 22, 1953.
— *Idem.*, *Encyclopéd. Mycol.*, 23, 1954.

NAWASCHIN (S.). — Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlung von *Plasmodiophora Brassicae* Woron. im Laufe ihres intracellularen Lebens, *Flora*, 86, 1899.

— Dimorphismus der Zellkerne bei *Plasmodiophora Brassicae*, Kiev, *Zap. Obsch. fest.*, 17, 1901.

OLIVE (E. W.). — Cytological studies on *Ceratiomyxa*, *Transact. of Wisconsin Acad. of Sc., Arts and Letters*, 15, 1907.

OLIVE (L. S.). — The structure and Behaviour of Fungus nuclei, *The Bot. Rev.*, 19, n°s 8 et 9, 1953.

OSBORN (T. G. B.). — A preliminary note on the life-hystory and cytology of *Spongospora subterranea* (Wallroth) Johnson, *Ann. of Bot.*, 25, 1911.

PALM (B. T.) and BURK (M.). — The taxonomy of the Plasmodiophoraceae, *Arch. f. Protist.*, 79, 1933.

PAVILLARD (J.). — A propos de la phylogénie des Plasmodiophoracées, *Ann. Myc.*, 10, 1922.

PENDERGRASS (W. R.). — Studies on a Plasmodiophoraceous parasite *Octomyxa brevilegniae*, *Mycologia*, U.S.A., 42, 1950.

PETHYERIDGE (G. H.). — On the nomenclature of the organism causing « corky » or proceder-scab in the potato tuber, *Spongospora subterranea* (Walbr.) Johnson, *Journ. Roy. Hort. Soc.* London, 38, 1913.

PIARD-DOUCHEZ (Mme Y.). — Le *Spongospora subterranea* et son action pathogène, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11, 1949.

PINOY (E.). — Nécessité d'une symbiose microbienne pour obtenir la culture des Myxomycètes, *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 137, 1903.

— Rôle des bactéries dans le développement de certains Myxomycètes, *Ann. Inst. Pasteur*, 21, 1907.

— Sur la germination des spores, sur la nutrition et la sexualité des Myxomycètes, *C. R. Acad. Sc.*, 173, 1921.

PROWAZEK (S.). — Zur Kernteilung der *Plasmodiophora Brassicae* Woron., *Osterr. Bot. Zeitschr.*, 52, 1902.

— Kernwanderung in Myxomycetenplasmodien, *Ibid.*, 54, 1904.

— Ueber den Erreger der Kohlhernie *Plasmodiophora Brassicae* Woron. und die Einschlüsse in der Carcinomzellen, *Arb. Kais. Gesund.*, Berlin, 22, 1905.

SCHUNEMANN (E.). — Untersuchungen über die Sexualität der Myxomyceten, *Planta*, 19, 1930.

SCHWARTZ (E.). — The life-history and cytology of *Sorosphaera graminis*, *Ann. of Bot.*, 25, 1911.

— The Plasmodiophoraceae and their Relations-ship to the Mycetozoa and the Chytridieae, *Ann. of Bot.*, 28, 1914.

SKUPIENSKI (F. X.). — Recherches sur le cycle évolutif de certains Myxomycètes, *Thèse*, Paris, 1920.

— Sur le cycle évolutif chez *Didymium difforme*, *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 182, 1926.

STOSCH (H. A., v.). — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten, Sexualität und Apogamie bei Didymiaceen, *Planta*, 23, 1935.

TERBY (Mlle J.). — La division somatique du *Plasmodiophora Brassicae* Woron., *Mém. Acad. Roy. Belgique*, 7, 1924.

— Les divisions sporogoniques du *Plasmodiophora Brassicae* Woron., *Ibid.*

— Observations sur le fuseau et les vésicules polaires dans la division somatique du *Plasmodiophora Brassicae*, *Ibid.*, 12, 1934.

TISCHLER (G.). — Allgemeine Pflanzenkaryologie, Berlin, 1921.

VIENNOT-BOURGIN (G.). — Les Champignons parasites des plantes cultivées, *Masson Edit.*, Paris, 1949.

WEBB (C. R.). — The cytology and life-history of *Sorosphaera veronicae*, *Ann. Bot.*, 49, 1935.

WERNHAM (C C.). — A species of *Sorodiscus* on *Heteranthera*, *Mycologia*, 27, 1935.

WHIFFEN (A. J.). — The cytology of a new species of the Plasmodiophoraceae, *Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 55, 1939.

WILSON (C. M.). — Sexuality in the Acrasiales, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 38, 1952.

WINGE (Ö.). — Cytological studies in the Plasmodiophoraceae, *Arkiv f. Botanik*, 12, 1912.

WORONIN (M.). — *Plasmodiophora Brassicae*, Urheber der Kohlpflanzenhernie, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 11, 1878.

LEGENDE DE LA PLANCHE I

Plasmodiophora Brassicae Woron.

Fig. 1 à 9 et 11 à 27. — Fixateur Helly, coloration méthode Feulgen.
Fig. 1 et 2. — Jeunes plasmodes intercellulaires.
Fig. 3. — Jeune plasmode dans une cellule qui vient d'être envahie.
Fig. 4. — Plasmode ramifié, on devine la direction des courants cytoplasmiques d'après l'orientation des noyaux.
Fig. 5. — Plusieurs plasmodes coexistant dans une même cellule avec son noyau. Les plasmodes contiennent des noyaux diploïdes.
Fig. 6. — Huit gros filaments chromatiques dans la prophase I.
Fig. 7. — Fin de la prophase I; on compte huit chromosomes.
Fig. 8. — Métaphase I; l'espace libre au milieu de la plaque équatoriale indique l'emplacement du nucléole.
Fig. 9. — *Idem.* Plus détaillé.
Fig. 10. — Des granules étrangers aux noyaux figurent aux pôles du fuseau (Nawaschin-hématoxyline).
Fig. 11. — Anaphase I.
Fig. 12. — Cellules-filles issues de la première division; début de la prophase II.

Fig. 13. — Fin de la prophase II; on compte huit chromosomes moitié plus petits que dans la division méiotique.
Fig. 14. — Métaphase II.
Fig. 15. — Anaphase II.
Fig. 16. — Télophase II.
Fig. 17. — Cellules-filles de la deuxième division disposées en file.
Fig. 18. — Cellules arrondies avec les noyaux en troisième prophase.
Fig. 19. — Cellules amiboïdes.
Fig. 20. — Prophase de la troisième division.
Fig. 21. — Divers stades de cette dernière division, les mitoses ne sont pas strictement simultanées. On voit dans le même îlot des noyaux en métaphase, anaphase et télophase.
Fig. 22. — Cellules-filles de la troisième division disposées en file.
Fig. 23. — Cellules amiboïdes.
Fig. 24. — File de jeunes spores avant la formation de la couche hyaline.
Fig. 25. — Germination des spores en cellules allongées, myxamibes.
Fig. 26. — Trois myxamibes dans une cellule infectée.
Fig. 27. — Aspects des noyaux dans un plasmode. La chromatine se présente sous forme de granules et filaments. Le nucléole se trouve dans la cavité claire.
Fig. 28. — Spore, noyau et granulations cytoplasmiques, une couche externe d'aspect gélatineux (Nawaschin-Hématoxyline).
Fig. 29. — Noyaux appariés (Regaud-Hématoxyline).
Fig. 30. — Noyaux et granulations cytoplasmiques dans les cellules et amibes de la deuxième et troisième division (Nawaschin-Hématoxyline).

A new Japanese fungus Protodaedalea hispida Imazeki, gen. et spec. nov.

by Rokuya IMAZEKI (Tokyo)

(Pl. II)

■

In this paper, the writer intends to report a very curious fungus belonging to the family Tulasnellaceae. It has an outer appearance as if it were a member of the genus *Daedalea* or *Lenzites*, although its texture is fleshy tough and much succulent. As shown by the color plate, the fungus produces a well-developed pileus, like bracket fungi. The writer supposes that no one would possibly expect from the general appearance its relation to other lower taxonomical group outside of Aphyllophorales or Agaricales. Macroscopical description is as follows.

Pileus is dimidiate, sessile, up to 10 × 7 cm large, about 5 cm thick near the base, surface is densely covered with strigose fibrils which show a decisively shaggy appearance of the pileus, fibrils are fasciculate, branched, 1-3 mm long; color is entirely ochraceous buff or cream buff; context is concolorous, zoned, fleshy tough, somewhat succulent, and strongly contracting when dried; hymenophore is lamellate or daedaloid; gills are sometimes forked, 1 mm thick, 1 cm broad, margin obtuse or deeply incised, concolorous.

About fifteen years ago, when the writer collected this fungus for the first time in beech forest, he was impressed by its basidial type being not normal. It seemed to him to be a fungus belonging to the Tremellaceae or its neighbours. He could not, however, ascertained their exact details, because the basidia of this species were not easily detected under microscope. Since then, the writer has collected it several times, and examined its basidial form but without success. In spite of all this, the writer has been aware of its basidial type being more primitive than that

of Hymenomycetes. The basidia have long horn like sterigmata which should be called epibasidia, and the main part should be called hypobasidia. There seemed sometimes the septa existing at the base of epibasidia, but the fact is not certain. The writer could not reach any conclusion on the taxonomical position of this fungus.

Fortunately, the writer met an opportunity to get its fresh fruitbodies in Hokkaido last autumn, which grew on dead branch of living *Acer pictum*. He examined it more carefully and came to the conclusion that the fungus might be placed in the family Tulasnellaceae. The fungus may occupy a unique position in the family, because all the species of the family hitherto known have very simple and primitive fruitbody, and no one forms such a highly differentiated large one like Polyporaceae or Agaricaceae. The writer proposes here new genus and species names for it.

Protodaedalea Imazeki, gen. nov.

Fructificatio annua, lignicola, pileato-sessilis, superficies villoso-strigosa, contextus elastico-carnosus, hymenophorus lamellatus, lenzitoideus vel daedaloideus, hymenium spiniferum, basidia Tulasnelloidea, epibasidia 4, acuminata vel fusiformis, hypobasidia clavata.

Protodaedalea hispida Imazeki, spec. nov.

Pileo sessili, dimidiato, ad 15 × 7 cm lato, postice convexo, ad 5 cm crasso, deorsum decurrenti, in sectione cuneiformi, margine subacuto vel obtuso, superficie dense villoso-strigoso, ochraceo vel alutaceo, sicco fuliginoso-brunescenti, villis fasciculatis, ramificatis, 1-3 mm longis, contextu concolori, elastico-carnoso, subsucculenti, zonato, sicciate valde contracto, hymenophoro lamellato, lenzitoidi vel daedaloidi, lamellis 1 mm crassis, ad 1 cm latis, aciebus obtusis, dissectis, concoloribus; hymenio spinifero, spinulis multi-cellularis fasciculatis, 65-100 × 15-40 μ crassis, 25-66 μ protrusis; basidiis Tulasnelloidis, hypobasidiis clavatis, 6-10 × 17-23 μ, epibasidiis corniformibus, acuminatis vel fusiformibus, 9-12 μ longis, 3-4.5 μ latis; sporis ovoidis vel ellipsoidis, laevibus, hyalinis, 10-12 × 4-7 μ crassis; hyphis in contextu et tramis 4-5 μ crassis, crasse vel tenuiter tunicatis.

Habitat : On dead trunk or branches of *Fagus crenata* in Honsyu and *Acer pictum* in Hokkaido.

Materials : Hokkaido-Yamabe, Sorati-g., coll. by Aoshima, Sept. 1948; *ibid.*, coll. by Imazeki, Sept. 5, 1953; Nopporo, Sapporo-g., coll. by Imazeki, Sept. 24, 1954. Honsyu-Towada-ko, Aomori pref., coll. by Toki, Sept. 1952; Kawamata, Sioya-g., Totigi pref., coll. by Toki, Aug. 2, 1952; Mt Baro, Totigi pref., coll. by Toki, July 30, 1952; Chuzenji-ko, Nikko, Totigi pref., coll. by Imazeki, Nov. 9, 1938; Tamabara Rindo, Tone-g., Gunma pref., coll. by Imazeki, Sept. 11, 1938; Oomiya-guti, Mt. Fuji, coll. by Imazeki et Toki, Aug. 10, 1948 [Types in Herb. For. Exp. Stat.]; *ibid.*, coll. by Toki, Aug. 4, 1954; Syozi-guti, Mt Fuji, coll. by Imazeki, Jan. 28, 1949.

The writer wishes to express his sincere thanks to Dr. Roger Heim by whom advice the writer was encouraged to send this paper to him, the editor of the Revue.

Government Forest Experiment Station,
Simomeguro 4, Meguro-ku, Tokyo, Japan.

La race bisporique de *Mycena tenella* Fries est amphithalle tétrapolaire

Par R. KÜHNER et Mme P. TERRA (Lyon) (1)

■

A) Identité du champignon faisant l'objet des expériences.

Les carpophores recueillis le 26 Octobre 1953 sous les épicéas vers le col du Signy (Pontcharra-sur-Turdine, Rhône) correspondaient tout à fait à ceux figurés par J. E. Lange (*Flora Agaricina Danica*, pl. 56, fig. F) sous le nom de *Mycena metata* Fr.

Il s'agissait d'un champignon à stipe filiforme (6-9 cm. × 1,2-2 mm), hyalin plutôt que franchement coloré, cependant un peu sali vers le bas, dont le chapeau (12-19 mm. de large à la base), longuement strié-sillonné, présentait à l'état imbu, une coloration gris-brun rosé caractéristique, la teinte de fond correspondant à peu près à K 103 D, Expo. 54 B, Mu. 175, 8/4, le centre et les stries plus foncés, vers K 142, Expo. 54 D, Mu. 17.5, 7/4-7/6; les lames elles-mêmes étaient lavées de gris-rosé clair, comme Expo. 22 A-62 B ou Mu. 17.5, 8/4.

Par la teinte du chapeau, ce champignon se distinguait nettement de *M. iodiolens* Lundell, dont il avait le port et, au début de la dessiccation, la puissante odeur d'iodoforme. Il s'en séparait en outre par la marge piléique non excédente et les cystides également présentes sur les faces des lames.

B) Amphithallie de la souche étudiée.

Etant donné que notre *M. tenella* était bisporique et possédait des hyphes bouclées, on pouvait présumer qu'il se comporterait comme homothalle ou amphithalle.

---

(1) Les deux auteurs ont isolé des cultures monospermes, et vérifié la présence ou l'absence de boucles dans chacune d'elles. Mme P. Terra a confronté les haplontes et déterminé la polarité de l'espèce. Les autres données sont de R. Kühner.

Dans le but de mettre ces hypothèses à l'épreuve de l'expérience, nous avons recueilli, sur lames de verre stériles, des sporées de trois carpophores, que nous désignerons dans les lignes qui suivent par les chiffres 1, 2 et 3.

Dès le 27 et le 29 Octobre nous dispersions les spores des sporées 1 et 2 sur gelées nutritives à base de gélose, coulées au fond de boîtes de Pétri (2).

Le 2 Novembre nous commencions l'isolement de germinations d'origine monosperme et nous le poursuivions les jours suivants. Au début les pousses étaient repérées au faible grossissement du microscope, puis prélevées à l'aide de pipettes de verre finement effilées; par la suite les isolements ont été faits à l'aide de petites spatules métalliques, sous une forte loupe binoculaire.

De bonne heure nous nous rendîmes compte que les mycéliums monospermes se développaient à des vitesses très inégales; c'est ainsi que 10 jours après dispersion des spores du carpophore n° 2 sur gélose AP, les pousses monospermes développées dans la boîte de Pétri se montraient, aux faibles grossissements du microscope, de taille et d'aspect fort différents : 60 % d'entre elles se présentaient comme de petits disques densément feutrés, à bordure montrant les bouts libres d'hyphes comme d'innombrables poils rayonnants, raides; 20 % étaient encore réduites à un filament simple ou ne montrant que des ramifications en nombre réduit (parfois une ou deux seulement); les autres avaient un aspect intermédiaire.

Sachant que dans nombre d'espèces les haplontes se développent moins vite que les diplontes, nous pouvions supposer que nous nous trouvions en présence d'haplontes et de diplontes d'une espèce amphithalle.

L'examen aux forts grossissements du microscope des pousses développées sur gélose T, au fond d'une boîte de Pétri, 11 ou

---

(2) Les solutions de base utilisées étaient la solution de Hagem (H) :

Eau	1.000 cc.
Chlorure d'ammonium	500 mmgr.
Phosphate monopotassique	500 —
Sulfate de magnésie	500 —
Sulfate de fer	100 —
Extrait de malt	5 gr.
Glucose massé	5 —

et deux solutions n'en différant que par la source d'azote qui n'est pas le Chlorure d'ammonium, mais le Tartrate d'ammoniaque (900 mmgr.) pour la solution dite T, ou un mélange d'Asparagine (700 mmgr.) et de Peptone (1.000 mmgr.) pour la solution dite AP. Les pousses monospermes du *Mycena tenella* se développent bien sur les trois milieux.

12 jours après dispersion de spores du carpophore 2 a révélé que les plus grosses pousses étaient bouclées (25 ont été examinées et toutes ont montré des anses) alors que les plus petites ne présentaient pour la plupart que des cloisons sans boucles (sur 25 pousses choisies parmi les plus petites 2 seulement montraient des anses).

On peut estimer que dans les semis vieux de 10 à 12 jours, il y avait 75 % de pousses bouclées et 25 % de non bouclées.

Certains mycéliums monospermes n'ont jamais montré de boucles, même à la suite de plusieurs repiquages en tubes à essais s'échelonnant sur six mois à un an; c'est ainsi qu'à partir des sporées 1 et 2 nous avons pu en isoler une soixantaine qui n'ont jamais montré d'anses par la suite, tandis que nous obtenions près de 300 pousses bouclées, bien que présumées monospermes (3). Dès ce moment l'hypothèse de l'amphithallie semblait hautement vraisemblable; nous verrons plus bas que les confrontations entre mycéliums non bouclés ont montré de façon indiscutable qu'elle correspond à la réalité.

Auparavant nous désirons attirer l'attention sur le fait que parmi les pousses développées 10 jours après dispersion des spores en boîte de Pétri, les plus petites évoluent ensuite de façon variée lorsqu'elles sont repiquées en tubes à essais; dans une expérience à partir de la sporée 1, où nous avons isolé 10 jours après la dispersion, 68 pousses choisies uniquement parmi les plus petites, nous avons constaté, après repiquages en tubes à essais que 28 (soit plus de 40 %) se sont développées par la suite en mycéliums à croissance rapide qui, étudiés au microscope 5 ou 6 semaines après le repiquage, se sont montrés bouclés; il est remarquable que 15 de ces mycéliums à anses se soient développés à partir des plus petites pousses prélevées.

Comme il ressort des chiffres obtenus à partir du carpophore 2 que, parmi les pousses les plus petites, 10 à 12 jours après la dispersion, la proportion des bouclées ne dépasse pas 20 %, il paraît vraisemblable que plusieurs mycéliums qui n'ont que des cloisons sans boucles dans la jeunesse, acquièrent des anses au cours de leur développement; viennent d'ailleurs à l'appui de cette manière de voir, le fait que la proportion des pousses

(3) Au point de vue statistique ces deux nombres ne sont pas comparables, car si au début de nos essais nous prélevions peut-être les pousses au hasard, il est certain que par la suite nous avons isolé surtout les plus petites dans le but d'obtenir un nombre suffisant d'haplontes pour les confrontations que nous nous proposions de réaliser ultérieurement.

bouclées 10-12 jours après la dispersion est d'autant plus élevée qu'elles sont moins petites, et l'étude des germinations en milieu liquide, sur lame de verre, sur lesquelles nous reviendrons.

13 des 68 pousses sont néanmoins restées non bouclées, même après plusieurs mois et à la suite de repiquages, et 27 n'ont pas poursuivi leur développement, bien que le milieu de culture ait été préservé de la dessiccation par addition de quelques gouttes de AP liquide 5 semaines après le repiquage. Comme toutes ces pousses ont été prélevées à la spatule, il est certain qu'il n'en est guère qui aient pu échapper au prélèvement ou être lésées, voire même détruites au cours de celui-ci; par suite nous devons conclure que 27 pousses sur les 68 prélevées par ce procédé n'étaient pas viables sur les milieux utilisés. Il est vraisemblable que ces dernières étaient haploïdes car, si tous nos mycéliums diploïdes croissent à peu près également vite, les haploïdes s'étendent à des vitesses très inégales; sur les 13 qui ont poursuivi leur croissance tout en restant privés d'anses, 5 étaient encore peu étendus en Décembre 1954 bien qu'ils aient été l'objet d'un repiquage sur milieu neuf le 3 juillet de la même année; deux d'entre eux sont restés en forme de petites boules et l'un montre au microscope d'innombrables renflements ampullacés à paroi ferme et congophile, tels qu'on en observe dans les mycéliums souffreteux d'espèces les plus variées. La croissance des pousses haploïdes, toujours plus lente que celle des diploïdes, varie en somme beaucoup d'un haplonte à l'autre; si certains haplontes croissent encore assez bien, d'autres croissent mal, et d'autres meurent sans doute précocement.

Si l'on admet que tous les échecs enregistrés à la suite d'isolements à la spatule sont dus à ce que les germinations repiquées étaient des haplontes non viables, on est conduit à l'idée que la proportion des haplontes parmi les pousses les plus petites 10 jours après dispersion sur gélose est de l'ordre de 40 %. Comme le pourcentage des petites germinations semble compris entre 20 et 27 %, on est amené à estimer que la proportion des haplontes parmi les pousses développées 10 jours après la dispersion est de l'ordre de 8 à 11 %.

C) Caractères des mycéliums primaire et secondaire.

Au cours des multiples observations entreprises, d'abord dans le but de trier les mycéliums haploïdes, et plus tard pour déterminer la polarité de l'espèce, nous n'avons pas remarqué d'oïdies;

il est donc très vraisemblable qu'elles manquent chez *M. tenella* comme chez les autres espèces du même genre étudiées jusqu'à présent.

Le seul haplonte (n° 2) qui ait été repiqué sous collodion (en milieu de Hagem) a donné un mycélium dont les rameaux forment avec les axes des angles franchement aigus du côté de la marge en croissance, qui se montre constituée d'hyphes radiaires, très densément serrées; les articles terminaux et subterminaux sont régulièrement uninucléés.

Le mycélium secondaire (n° 1) est régulièrement binucléé, bouclé; la boucle, qui enferme un noyau pendant un certain temps, germe souvent en rameau.

D) Polarité.

Dans le but de déterminer la polarité de *Mycena tenella*, nous avons réalisé, en Janvier 1954, une série de confrontations en utilisant 10 mycéliums sans boucles issus de spores provenant du carpophore 1.

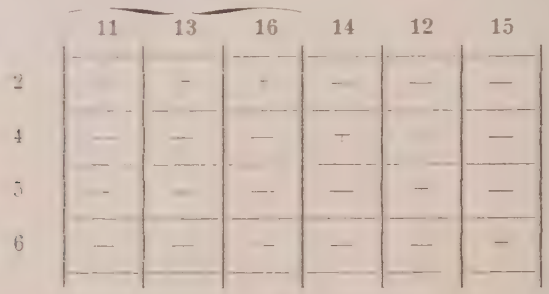
Au cours de la seconde quinzaine de Février, c'est-à-dire un peu plus d'un mois après l'ensemencement, nous avons examiné les cultures doubles et nous avons pu établir le tableau I.

	2	3	10	4	7	5	9	6	8
2		—	—	+	+	—	—		
3									
10									
4									
7									
5									
9									
6									
8									

I

Nous voyons que ces haplontes se répartissent régulièrement en 4 groupes.

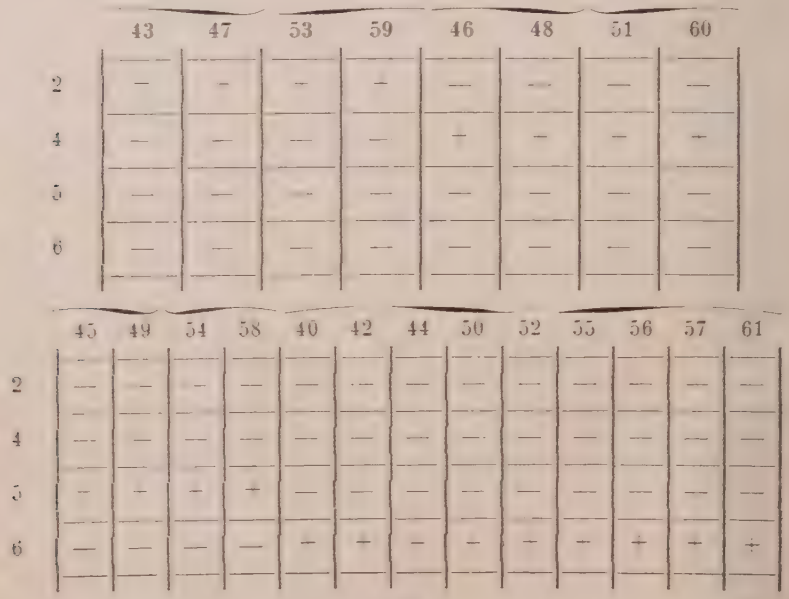
Six autres mycéliums qui n'étaient pas suffisamment développés en Janvier pour être testés, ont pu, en Mars, être confrontés avec un représentant de chaque groupe de polarité. Nous avons alors obtenu le tableau complémentaire II.



II

Mycena tenella est donc tétrapolaire.

Nous avons ensuite voulu vérifier si les carpophores 1 et 2 appartenaient bien au même mycélium. Pour cela nous avons confronté une vingtaine de monospermes sans boucles provenant des spores du carpophore 2, avec chacun des 4 haplontes représentant les 4 groupes de polarité (Tabl. III).



III

Nous voyons ainsi que les haplontes issus des spores du carpophore 2 se classent régulièrement dans chacun des quatre groupes établis précédemment. Les facteurs de polarité du carpophore 2 ne diffèrent donc pas de ceux du carpophore I.

On ne s'étonnera pas de l'absence, dans les tableaux ci-dessus, des n°s 1 et 41 que nous avions cru haploïdes comme les autres car ils s'étaient montrés sans anses, six semaines après leur isolement.

Ayant observé des boucles dans toutes les confrontations auxquelles ces mycéliums ont pris part, nous les avons examinés

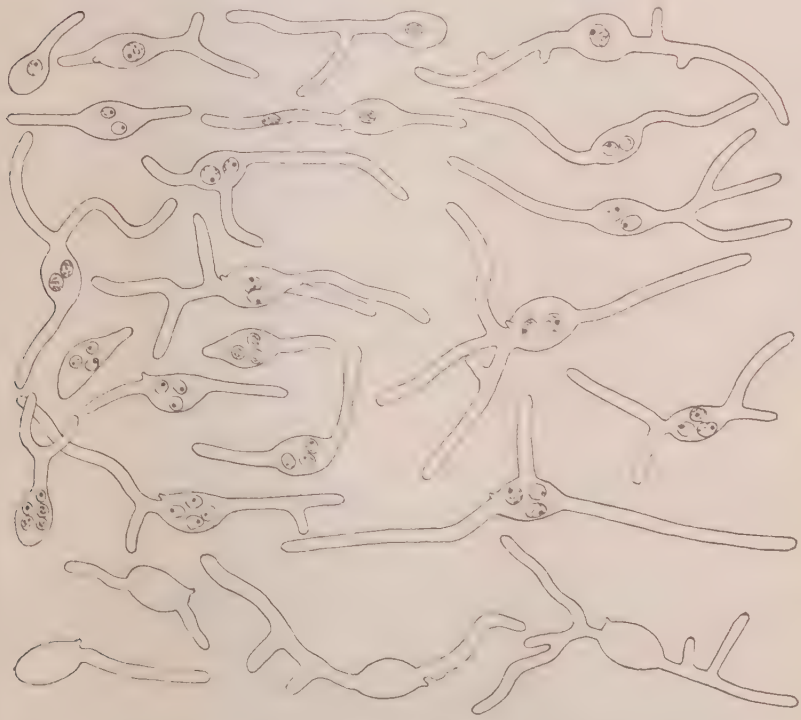


Fig. 1. — Germinations sous collodion non encore cloisonnées, fixées 9 jours après le semis; on voit qu'elles peuvent renfermer de 1 à 5 noyaux; les dessins du bas, destinés à montrer avec précision l'origine du tube germinatif inférieur par rapport à l'apicule hilaire, ont été exécutés sur des germinations vidées de leur contenu et examinées en contraste de phase avec le Congo ammoniacal.

à nouveau et les avons trouvés pourvus d'anses. Il est possible que la discordance entre les observations faites puisse être attribuée à la présence de spores entraînées à notre insu et ayant germé tardivement; mais comme nous avons vu précédemment que certaines pousses sans boucles quand elles sont petites en acquièrent en se développant, on peut penser que les n°s 1 et 41 étaient des haplontes qui se sont transformés spontanément en diplontes. Toutefois, il s'agirait là d'un cas exceptionnel, car habituellement l'installation de la condition bouclée a lieu très vite.

E) **Le nombre des stérigmates et le nombre des noyaux des spores projetées.**

1°) *La souche étudiée était à peu près purement bisporique.*

Nous l'avons vérifié sur 3 carpophores du même lot, par examen des feuillets de face aussitôt après le dépôt sur lame de verre stérile de la sporée qui était à l'origine des recherches dont les résultats sont l'objet essentiel de ce travail. Le tableau suivant rassemble les chiffres provenant des numérations faites sur ces 3 carpophores.

Nombre de stérigmates	Nombre de basides examinées				Pourcentage
	carpophores				
	1	2	3	total	
1	2	0	0	2	0,5 %
2	150	101	91	342	98,7 %
3	3	0	0	3	0,8 %

2°) *Malgré la fixité de nombre des stérigmates le nombre des noyaux dans les spores projetées variait sensiblement d'une spore à l'autre.*

Nous n'avons étudié que les sporées qui furent à l'origine de nos cultures. Le dénombrement des noyaux, colorés au Giemsa, a donné les résultats suivants :

Nombre de noyaux par spore	Nombre de spores rencontrées				Pourcentage
	carpophores				
	1	2	3	total	
1	13	16	14	43	6,6 %
2	149	115	153	417	64 %
3	55	44	83	182	28 %
4	2	1	4	7	1 %
5	1	0	0	1	0,1 %

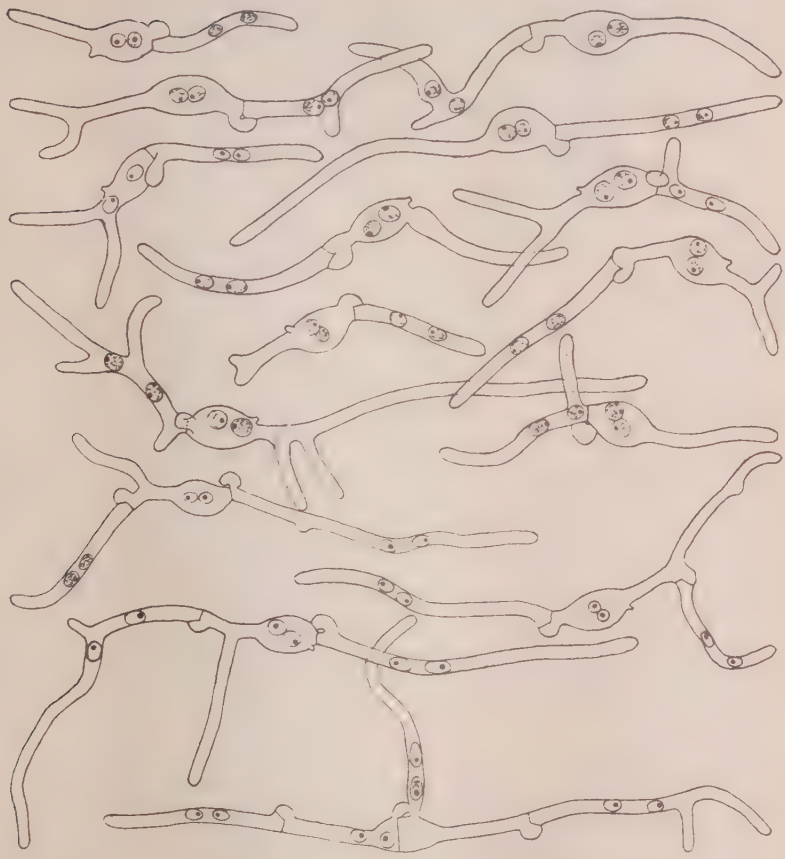


Fig. 2. — Germinations sous collodion fixées 9 jours après le semis, et formées uniquement d'articles binucléés bouclés.

Les spores à 2 noyaux prédominaient donc dans toutes nos sporées (64 %), mais les spores à 3 noyaux y étaient encore nombreuses (28 %) et il est clair que cette inconstance du nombre des noyaux sporiques ne saurait être mise au compte de la variabilité du nombre des stérigmates, cette dernière étant tout à fait insignifiante.

F) **Morphologie et comportement nucléaire des germinations de spores en milieu liquide.**

1°) Technique d'étude.

Les spores ont été mises à germer en boîte de Pétri sur lame de verre dans une goutte de solution nutritive de Hagem recouverte, dans la moitié des essais, d'une pellicule de collodion la réduisant à un film ténu.

La fixation a été effectuée au Helly acétique (une heure); les spores germées sans pellicule étaient recouvertes, juste avant la fixation, d'une membrane de collodion destinée à les maintenir en place.

Après coloration à l'hématoxyline ferrique (mordançage à l'alun de fer ammoniacal, mais régression à l'alcool picriqué), nous repérions soigneusement la position des noyaux, puis le jeune mycélium était vidé de son contenu par action successive de potasse en solution dans l'ammoniaque et de la préparation enzymatique protéolytique connue dans l'industrie sous le nom de « Batinase » (4).

A la suite d'un tel traitement la membrane squelettique paraît avec une netteté particulièrement remarquable si la préparation, montée dans le Congo ammoniacal, fraîchement filtré, est observée en contraste de phase; l'apicule des spores, les boucles et les cloisons transversales peuvent être alors reconnus de façon infiniment plus sûre que dans les préparations simplement colorées à l'hématoxyline.

2°) Résultats.

a) Germination dans un film de Hagem liquide entre lame de verre et pellicule de collodion.

Les germinations ont été fixées 9 jours après la dispersion des spores dans le film liquide.

A ce moment toutes les spores n'avaient pas germé; le nombre des spores non germées était même assez important; le tableau suivant donne une idée du nombre de noyaux dans celles-ci.

Nombre de noyaux par spore n'ayant pas germé	Nombre de spores rencontrées	Pourcentage
1	18	9 %
2	145	74 %
3	26	13 %
4	4	2 %

(4) « Batinase » de la Société Rapidase, Seclin (Nord).

On remarquera que, parmi les spores ayant refusé de germer, le pourcentage des spores à un noyau (9 %), n'est guère plus élevé que le pourcentage des spores uninucléées rencontrées dans une sporée (6,6 %). Il ne semble donc pas que le fait, pour une spore, de n'avoir reçu de la baside qu'un seul noyau, constitue un obstacle à sa germination.

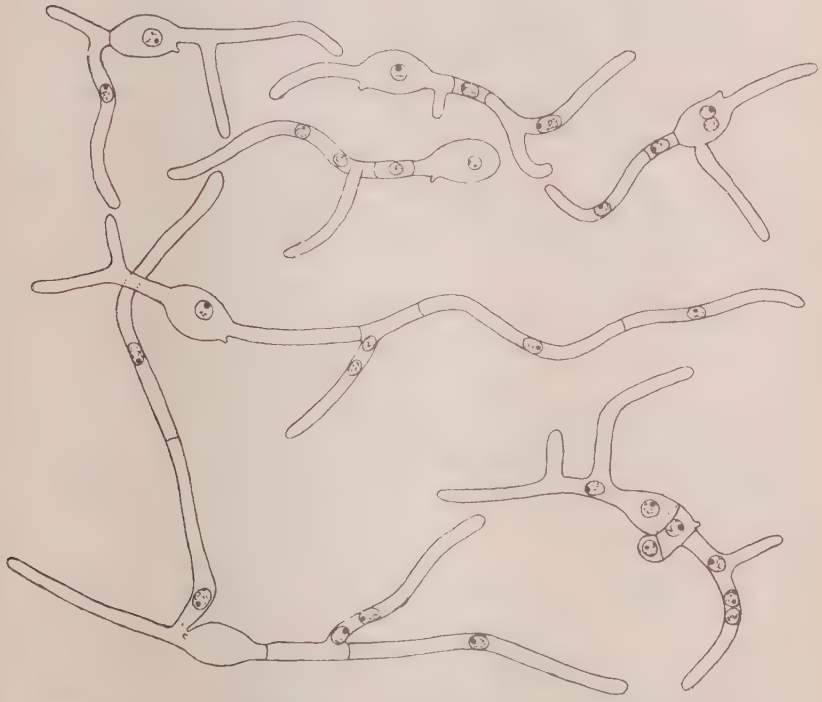


Fig. 3. — Germinations sous collodion fixées 9 jours après le semis, et ne montrant que des cloisons non bouclées; on remarquera que beaucoup comprennent un article plus court que les autres, uninucléé ou binucléé, et, dans ce dernier cas, générateur d'un rameau.

Quand une spore germe (Fig. 1), elle le fait souvent par deux tubes qui poussent à peu près simultanément, l'un au sommet de la spore, l'autre juste à côté de l'apicule hilaire et du côté externe par rapport à ce dernier; chaque tube peut produire un rameau dès sa base. Il arrive aussi que la spore germe par

trois ou quatre tubes qui se ramifient parfois avant que les noyaux n'y aient émigré.

Nous n'avons pas observé de cloisons de retrait bien que de nombreuses germinations aient déjà montré une ou deux, rarement trois cloisons.

Nous avons étudié 8 germinations cloisonnées, sans boucles (Fig. 3), 27 germinations pourvues d'anses et n'offrant aucune cloison sans boucle (Fig. 2), et 8 germinations présentant des cloisons des deux sortes (Fig. 4). Les germinations à cloisons bouclées (Fig. 2) étaient indiscutablement en majorité (70 % environ des germinations cloisonnées), la première anse s'étant souvent formée à l'extrême base du tube germinatif, tout contre la spore.

Au point de vue du comportement nucléaire, il est à noter que 9 jours après l'ensemencement une multiplication des noyaux s'était souvent produite, comme l'indique le tableau suivant :

Nombre de noyaux	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Nombre de germinations	4	9	7	20	4	8	4	4	1

On voit que pour un tiers environ des germinations de cet âge le nombre des noyaux s'était élevé à 4.

Dans la plupart des germinations à 4 ou à 6 noyaux on observe respectivement 1 ou 2 cloisons; celles-ci sont très souvent pourvues d'anses.

b) *Germination dans une goutte de Hagem liquide sur lame de verre.*

Dans les essais où la solution de Hagem contenant les spores en suspension, n'était pas recouverte d'une pellicule de collodion sitôt après son ensemencement, la germination s'est produite de façon sensiblement différente de celle qui vient d'être décrite, bien que toutes les autres conditions aient été les mêmes et que l'ensemencement ait été réalisé le même jour, à partir de la même sporée.

Les tubes germinatifs se sont allongés beaucoup plus rapidement (Fig. 5), si bien que nous avons déjà pu étudier des germinations très développées 3 jours après l'ensemencement. Dès cet âge les mycéliums d'origine monosperme étaient si longuement filamenteux qu'ils s'enchevêtraient facilement et se

feutraient lorsqu'on appliquait la pellicule de collodion juste avant fixation.

Déjà trois jours après l'ensemencement les ramifications et les cloisons n'étaient pas rares; on observait notamment de nom-

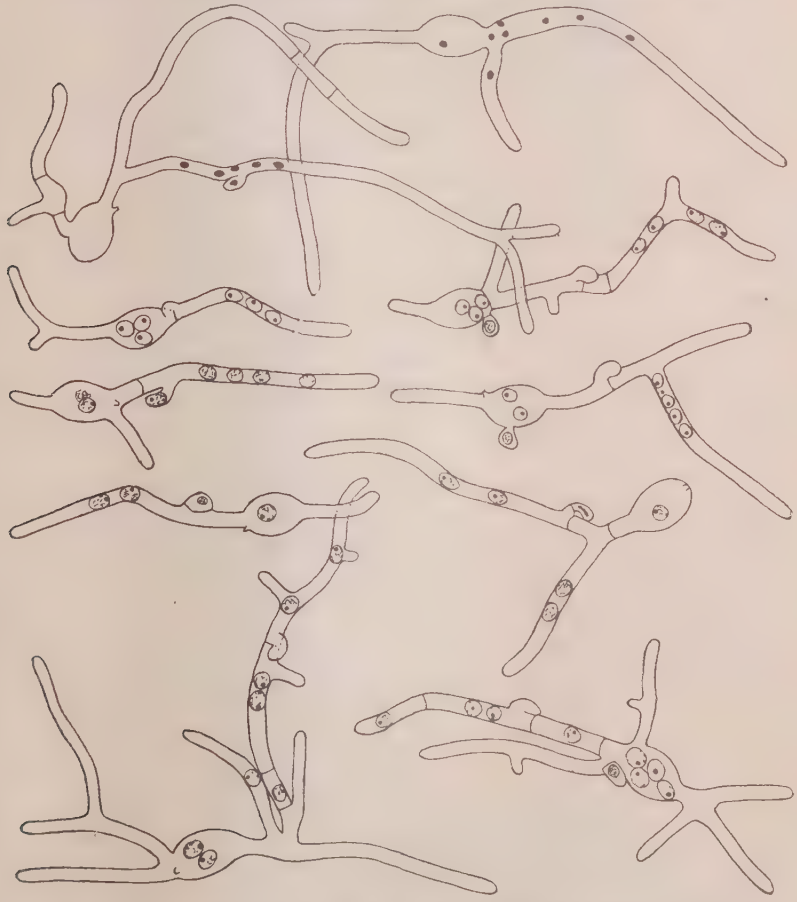


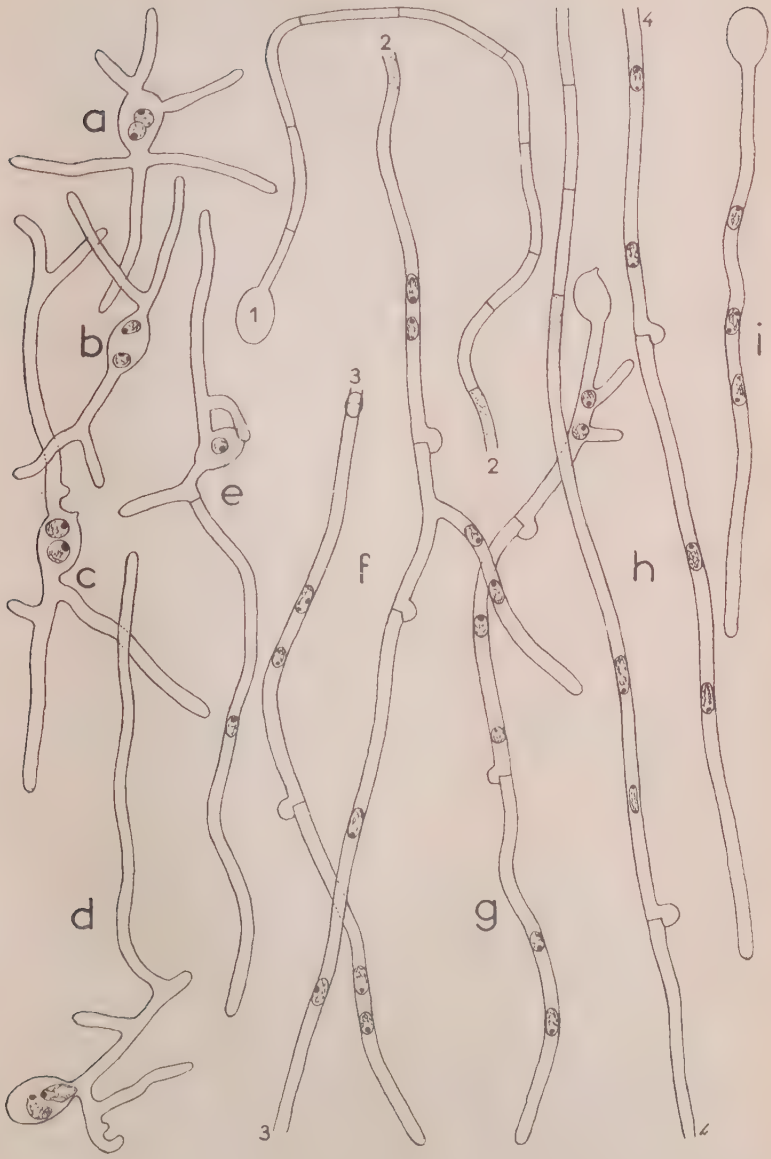
Fig. 4. — Germinations sous collodion fixées 9 jours après le semis, et dont le comportement est plus ou moins irrégulier. Dans les deux germinations figurées en haut, qui ne montrent aucune cloison vraie, les noyaux sont en voie de reconstitution à l'issue de divisions synchrones, et se présentent encore comme de petites masses uniformément mais vivement colorables. Les divisions synchrones ont porté sur 3 noyaux (à gauche) et sur 4 noyaux (à droite).

breuses cloisons de retrait; fréquemment 2 à 8, et parfois 13 à 16 entre la spore et la région vivante du tube; sur un semis fixé après 21 jours nous avons parfois compté plus de 25 cloisons de retrait dans cette région (Fig. 5, f, h). Mais on pouvait trouver d'autres cloisons de retrait dans des ramifications qui n'avaient été que temporairement occupées par du protoplasme, ramifications qui s'étaient produites dans les régions les plus variées. Lorsque la germination avait eu lieu par les deux bouts, l'un des tubes, parfois même après ramification, s'était vidé de protoplasme au profit du tube de l'extrémité opposée et le retrait cytoplasmique y était encore jalonné par des cloisons.

Des filaments régulièrement septés en 3 à 5 articles tous binucléés et bouclés ont été observés dans ces cultures en goutte, mais ils se sont montrés beaucoup plus rares et bien plus longs que dans les germinations sous collodion. L'un d'eux, observé dans la culture de 21 jours, ne présentait aucune cloison entre la spore et son article basal binucléé; dans d'autres par contre des cloisons de retrait ± nombreuses s'étaient établies dans la région basilaire du tube germinatif comme chez les germinations sans anses.

Les germinations non bouclées se sont montrées de beaucoup les plus nombreuses dans ces semis en goutte liquide non recouverte d'une pellicule, contrairement à ce que nous avions observé dans les cultures sous collodion. Il est certain que l'absence de collodion gêne beaucoup l'établissement du mycélium secondaire, peut-être parce qu'elle accentue le caractère aquatique de la culture; la fréquence des cloisons de retrait dans les germinations sans collodion semble indiquer que d'une façon plus générale, les conditions de développement de l'espèce en goutte liquide non recouverte d'une membrane sont défavorables.

Fig. 5. — Germinations en goutte non recouverte d'une pellicule de collodion, fixées 3 jours (a, b, d), 4 jours (c, e) et 21 jours (f, g, h, i) après le semis; nous avons dû fragmenter les dessins des hyphes f et h, car leur longueur, à l'échelle adoptée, dépassait de beaucoup le cadre de ces pages. Les chiffres portés aux endroits sectionnés permettent d'en rétablir la continuité par la pensée. Toutes les parties de la germination f ont été figurées; on y voit la spore (1), l'unique tube germinatif dont la base est jalonnée de cloisons de retrait jusqu'à la première vraie cloison qui sépare le dernier compartiment vide du premier compartiment (2) renfermant cytoplasme et noyaux. Pour la germination h on n'a figuré qu'une faible partie des régions évacuées par le protoplasme.


a
b
c
d
e
f
g
h
i
1
2
3
4

Malgré l'allongement important des filaments mycéliens la multiplication nucléaire n'avait pas été particulièrement rapide dans ces germinations en goutte puisqu'on ne comptait la plupart du temps que 2, 3 ou 4 noyaux dans les germinations fixées 3 ou 4 jours après l'ensemencement et 3 à 6 dans celles fixées 21 jours après. Les germinations fixées 3 ou 4 jours après l'ensemencement ne contenaient souvent que 2 ou 3 noyaux dans une colonne protoplasmique non cloisonnée. Lorsque le cytoplasme était divisé en compartiments par des cloisons non bouclées ceux-ci étaient fréquemment uninucléés; de toute façon le compartiment de base l'était à peu près toujours et celui du sommet généralement; un court article intercalaire binucléé a parfois été observé.

Fig. 6. — Anastomoses entre germinations sous collodion, fixées 9 jours après le semis. Dans la germination figurée en bas et à droite, deux divisions nucléaires synchrones ont eu lieu et l'on assiste à la reconstitution des 4 noyaux fils qui se présentent encore comme de petites masses fortement mais uniformément colorables.

G) Rapport entre le nombre de noyaux des spores et le caractère haploïde ou diploïde des pousses qui en sont issues.

Le problème ne peut évidemment être abordé que de façon indirecte, car l'observation de spores vivantes, même en contraste

de phase, ne permet pas de dénombrer leurs noyaux de façon sûre. Nous avons estimé plus haut que 8 à 11 % des pousses monospermes développées une dizaine de jours après la dispersion des spores sur gélose sont haploïdes. Comme on observe entre les divers haplontes des différences marquées dans la croissance, que certains haplontes se développent mal sur les milieux utilisés et que quelques-uns même y meurent précocement, on pourrait imaginer que beaucoup de spores haploïdes ne germent même pas. Il ne semble pourtant pas que ce soit le cas puisque, parmi l'ensemble des spores ayant refusé de germer sur lame, le pourcentage de spores à un noyau ne paraît guère plus élevé que le pourcentage des spores à un noyau observées dans une sporée. Par suite le pourcentage des pousses haploïdes développées sur gélose après une dizaine de jours, peut être comparé au pourcentage des spores à un seul noyau. Il est remarquable que les deux pourcentages soient proches (8 à 11 % de pousses non bouclées, 6,6 % de spores à un noyau), comme si pratiquement tout mycélium haploïde provenait d'une spore à un seul noyau.

Ce résultat est fort différent de celui que nous avions obtenu avec la race bisporique de *Clitocybe lituus* (5), où tout se passait comme si les spores à deux noyaux ne pouvaient donner naissance, tout comme les spores uninucléées, qu'à des mycéliums haploïdes.

Si l'on se refuse à admettre que les divisions de troisième série du noyau de fusion de la baside puissent être hétérotypiques, on sera tenté de considérer que cette discordance n'est qu'une apparence due à ce que beaucoup de germinations haploïdes de *M. tenella* meurent précocement et échappent de ce fait aux statistiques.

Il faut toutefois souligner qu'il y a un écart considérable entre le pourcentage de l'ensemble des spores à 1 et à 2 noyaux dans une sporée (70 %) et celui des mycéliums sans boucles obtenus, qui n'est que de 16 % bien qu'au cours de divers isolements les plus grandes pousses aient été systématiquement négligées parce qu'elles avaient trop de chances d'être diploïdes.

L'étude de *Mycena iodiolens* Lundell, qui a été publiée dans le numéro précédent de cette revue (t. XX, p. 30), plaide toutefois en faveur de l'hypothèse d'un avortement précoce d'un nombre considérable d'haplontes.

---

(5) Kühner (R.). — L'amphithallie et ses causes dans la forme bisporique tétrapolaire de *Clitocybe lituus* (Fr.) (*Bull. Soc. Mycol. de France*, t. 69, p. 307, 1953).

Quelques récoltes d'Ustilaginales

(2me note)

Par M. MASSENOT (Grignon)

■

Dans cette 2e note (1) consacrée à 22 récoltes d'Ustilaginales, on remarquera particulièrement les espèces suivantes : *Cintractia subinclusa* sur *Carex trinervis*, *Tuburcinia agropyri* sur *Agropyrum intermedium*, *Tuburcinia mussati*, espèce nouvelle décrite d'après un échantillon récolté par MUSSAT en 1896 sur *Melica nebrodensis*, *Ustilago hypodytes* sur *Piptatherum multiflorum*, *Ustilago scrobiculata* sur *Calamagrostis epigeios*, espèce nouvelle pour la flore mycologique française, *Ustilago violacea* sur *Silene conica*.

Certaines récoltes normandes ont été faites au cours de l'excursion I-8 (Normandie forestière et mycologique) effectuée à l'occasion du VIIIe Congrès International de Botanique.

Cintractia caricis (P.) Magn. s. l. (*C. arenaria* Syd.), sur *Carex arenaria* L., près Lacanau (Landes) juin 1954, J. MONTEGUT.

Spores irrégulièrement globuleuses à ovoïdes, à contour polygonal, brun châtain très foncé, lisses, mesurant : *17-20* (16-22) **18,6** × *13-17* (11-18) **15,1** µ.

Cintractia subinclusa (Korn.) Magn.

Dans les utricules de *Carex trinervis* Degland, Biscarosse (Landes), juillet 1952, leg. CAUQUIL.

Les sores, recouverts par une fine membrane blanchâtre, intéressent tous les utricules de l'inflorescence.

Les spores, globuleuses ou ellipsoïdes, parfois un peu anguleuses, châtain à brun-châtain noirâtre, à ornementation constituée de fortes verrues cylindriques irrégulièrement réparties, mesurent *17-20* (13-21) **18,3** × *14-17* (12-19) **15,5** µ.

Le parasite, abondant sur *Carex trinervis* près de Biscarosse,

---

(1) M. MASSENOT. — Quelques récoltes d'Ustilaginales (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, LXIX, 4, pp. 403-416, 1953).

ne semble pas avoir encore été, à notre connaissance, signalé sur cet hôte, en France.

Dans les utricules de *Carex vesicaria* L., étang de la Bénette, près La Ferté-Vidame (Eure-et-Loir), 22 juillet 1954. Pour ce deuxième échantillon, les spores mesurent : *17-19* (16-21) **18,1** × *15-17* (13-18) **15,6** µ.

Schizonella cocconii (Morini) Liro., sur les feuilles de *Carex halleriana* Asso : près de Cassis (Bouches-du-Rhône), 18 mai 1953; près de Millau (Aveyron), 23 avril 1954, leg. Cauquil.

Nous avons antérieurement signalé ce parasite de *Carex halleriana* dans le Vaucluse et le Gard (1).

Tuburcinia agropyri (Preuss.) Liro., sur les feuilles d'*Agropyrum intermedium* P. B. (= *glaucum* R. et S.), Sospel (Alpes-Maritimes), 23 avril 1954.

Le parasite est très abondant sur le talus droit de la route, en allant vers la frontière italienne, à environ 2 kilomètres de Sospel. Nous avons pu identifier l'hôte avec certitude en repiquant des plantes intactes au Jardin Botanique de Grignon, plantes qui ont épié fin juin.

L'étude morphologique du champignon a montré les caractères suivants :

Glomérules à 1 spore (74 %, comptage effectué sur 1.000 glomérules) : *23-27* (22-29) **25,1** × *20-23* (16-24) **21,4** µ.

Glomérules à 2 spores (24,5 %) : *27-33* (25-37) **29,8** × *24-27* (23-29) **25,5** µ.

Glomérules à 3 spores (1,5 %) : 26-40 × 25-30 µ.

Spores centrales brun-châtain foncé, mesurant : *15-18* (12-19) **16,7** × *12-15* (11-16) **13,4** µ.

Cellules stériles jaunâtres à fauve clair, fortement bombées de *7-11* (6-13) **8,7** µ de long et *5-6,5* (4-8) **5,3** µ de haut, à paroi mince de 1-1,5 µ.

Le charbon foliaire d'*Agropyrum intermedium* ne s'identifie pas parfaitement à *T. agropyri* type sur *Agropyrum repens;* la proportion de glomérules à 1 seule spore centrale est sensiblement la même, mais les glomérules sont plus grands non seulement parce que les chlamydospores sont plus grandes mais aussi parce que les spores stériles sont très développées et fortement bombées.

Le tableau suivant qui ne fait état que des dimensions

moyennes des divers éléments rend bien compte de cette constatation :

	sur *A. repens* (2)	sur *A. intermedium*
Glomérules à 1 spore :	20,7 × 18,2 µ	25,1 × 21,4 µ
— à 2 spores :	26,0 × 19,9 µ	29,8 × 25,5 µ
Spores centrales :	15,4 × 13,0 µ	16,7 × 13,4 µ
Cellules stériles :	8,5 × 3,2 µ	8,7 × 5,3 µ

Il ne faut cependant pas attacher une trop grande importance au caractère de bombement des cellules stériles qui dépend beaucoup de l'état de fraîcheur de l'échantillon. Chez un échantillon frais, les cellules stériles se regonflent facilement et ont tendance à être plus fortement bombées que chez un échantillon conservé en herbier pendant quelque temps ainsi qu'il ressort de l'étude de l'échantillon suivant sur *Agropyrum repens* examiné quelques jours après la récolte. Il ne paraît donc pas utile, bien que cette augmentation de taille soit assez nette, d'isoler spécifiquement cette forme vivant sur *Agropyrum intermedium* de *T. agropyri*, les autres caractères ne différant pas essentiellement du type sur *A. repens*.

Le parasite ne semble pas avoir été signalé en France sur le chiendent glauque.

Sur les feuilles, les glumes, les glumelles et le rachis d'*Agropyrum repens* P. B., Clécy (Calvados), 24 juillet 1954.

Glomérules à 1 spore (70 %) : *22-26* (21-30) **24,1** × *19-22* (18-24) **20,3** µ.

Glomérules à 2 spores (28 %) : *28-34* (24-36) **30,7** × *22-26* (20-28) **24,8** µ.

Glomérules à 3 spores (2 %) : 30-39 × 24-33 µ.

Spores centrales, brun-châtain foncé : *15-17* (13-19) **15,7** × *12-14* (11-16) **13,2** µ.

Cellules stériles, fauve clair, fortement bombées mesurant *6-10* (5-12) *7,8* µ de long et *4,5-6* (4-7) **5,5** µ de haut, à membrane épaisse de 1 à 1,5 µ.

Tuburcinia melicae Lag. et Liro, sur *Melica uniflora* Retz, Grignon (Seine-et-Oise), mai 1954.

(2) M. Massenot. — Contribution à l'étude des *Tuburcinia* graminicoles (*Rev. Path. vég. Ent. Agr. Fr.*, XXXII, 2, pp. 103-114, 1953).

Glomérules à 1 spore centrale (85 %) (Comptage sur 500 glomérules) : *22-25* (21-27) **23,4** × *18-21* (16-22) **19,2** µ.

Glomérules à 2 spores centrales (14 %) : *25-29* (23-33) **27,5** × *20-24* (18-28) **22,1** µ.

Glomérules à 3 spores centrales (1 %) : 29-36 × 22-29 µ.

Spores centrales, globuleuses à ovoïdes, brun châtain : *15-17* (13-18) **15,8** × *13-15* (10-16) **13,5** µ.

Cellules stériles fauve clair, à paroi épaisse de 1-1,5 µ, *7-10* (5-12) **8,3** µ de long et *4-6* (3-7) **4,6** µ de haut.

Cette espèce avait déjà été signalée à plusieurs reprises dans la région parisienne par G. VIENNOT-BOURGIN.

Tuburcinia muscaridis (von Niessl) Liro, sur feuilles de *Muscari comosum* Mill., mai 1953.

Glomérules à 1-5 spores centrales : 35 % à 1 spore centrale, 38 % à 2, 17 % à 3, 7 % à 4 et 3 % à 5 spores centrales, 22-47 × 20-38 µ.

Spores centrales châtain à brun obscur, 14-18 × 12-15 µ.

Cellules stériles nombreuses, fauve à brun châtain, à membrane épaisse de 1 à 2 µ.

Le parasite fructifie sur les feuilles sous la forme de gros sores déformants, d'abord couverts puis éclatés pouvant atteindre 1 cm, 5 de long et 1 cm de large.

Tuburcinia mussati n. sp., sur les feuilles et gaines de *Melica nebrodensis* Parl., Jardin Botanique de Grignon (Seine-et-Oise), 5 juin 1896, E. MUSSAT.

En consultant l'herbier cryptogamique de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Grignon, nous avons trouvé cette récolte faite par E. MUSSAT, sous le nom de *Urocystis occulta* (Wallr.) Rab. La plante était épiée et bien déterminable.

Les glomérules sont constituées de 1-5 spores centrales (21 % à 1,49 % à 2, 23 % à 3, 6 % à 4 et 1 % à 5 spores centrales) et mesurent 21-42 × 18-30 µ.

Les spores centrales globuleuses à ovoïdes, parfois un peu anguleuses, brun châtain à brun châtain foncé mesurent *14-17* (13-18) **15,5** × *12-14* (10-15) **12,8** µ et sont entourées de cellules stériles jaune-olivâtres à fauve clair formant autour des chlamydospores une couche continue ou presque et mesurant *7-9* (6-11) **7,8** µ de long et *3-4* (2,5-5) **3,6** µ de haut.

Ce charbon foliaire ne peut être rapporté à *Tub. occulta* chez

lequel les glomérules à 1 spore centrale dominent et dont les cellules stériles sont peu nombreuses.

Sur le genre *Melica*, ont été décrites à ce jour deux espèces de *Tuburcinia :*

T. melicae, sur *Melica altissima, nutans* et *uniflora* à glomérules à 1 spore centrale surtout (cf. supra).

T. bornmülleri, sur *Melica cupani* et *imperfecta*, qui ne possède pas de glomérules à une seule spore centrale.

La récolte de Mussat ne peut donc être rapportée ni à l'une ni à l'autre de ces espèces.

Il semble donc s'agir d'un parasite nouveau des Graminées (d'autant plus que sur les genres voisins de la sous-tribu des Glycerieae aucun *Tuburcinia* comparable n'a été décrit à ce jour) dont la diagnose est la suivante :

Soris strias longitudinales in foliis efformantibus, primo epidermide tectis, deinde erumpentibus, atris, pulverulentis; glomerulis sporarum globosis vel ellipsoideis 21-42 × 18-30 µ; sporis centralibus saepius 1-3, raro 4-5, globosis ellipsoideisve, castaneo-brunneis 14-17 (*13-18*) × 12-14 (*10-15*), *in medio* ***15,5 × 12,8*** µ; *cellulis periphericis olivaceo-luteis vel pallide fulvis* 7-9 (*5-11*) µ *longis et* 3-4 (*2,5-5,5*) µ *altis, in medio* ***7,8 × 3,7*** µ, *membrana 1-1,5* µ *crassa.*

Hab. in foliis Melicae nebrodensis *Parl., in Horto Botanico, Grignon (Seine-et-Oise)*, E. Mussat.

Ustilago avenae (Pers.) Jens., sur *Avena barbata* Brot., Les Baux (Bouches-du-Rhône), 13 mai 1953.

Spores globuleuses ou ovoïdes, châtain pâle à châtain à épispore épais de 0,5 µ, verruculeuses, mesurant 6-10 × 5,5-7 µ.

Ustilago cynodontis (Pass.) Henn., sur *Cynodon dactylon* Rich., dunes d'Huchet, Molietz-Plage (Landes), juin 1954, J. Montegut.

Spores globuleuses à ovoïdes, brun-olivâtre à brun-châtain, lisses, 6-9 µ diamètre.

Ustilago hypodytes (Schlecht.) Fr. s. l., sur les chaumes de *Piptatherum multiflorum* P. B., Sainte-Maxime (Var), 23 septembre 1951.

Les spores globuleuses ou ovoïdes, brun-châtain, lisses mesurent 4,5-8,5 × 3,5-7 µ et ne présentent ni les aires bipolaires, ni les appendicules signalés, pour certaines formes de charbons

de tiges de Graminées, par G. W. Fischer et E. Hirschhorn (*A critical study of some species of Ustilago causing stem rust on various grasses*, *Mycologia*, XXXVII, pp. 236-266, 1945). Par les dimensions des spores, le charbon des tiges de *Piptatherum multiflorum* se rapprocherait plutôt d'*Ustilago halophila* Speg. qui parasite en Amérique le genre *Distichlis* que d'*Ustilago nummularia* Speg. dont l'hôte type est *Stipa speciosa*.

G. Fragoso 1921 a déjà signalé que *Milium* (*Piptatherum*) *multiflorum* était un support d'*Ustilago hypodytes*, en Espagne, près de Barcelone.

Ustilago longissima (Schlecht.) Meyen, sur les feuilles de *Glyceria aquatica* (L.) Wahl., marais d'Heurteauville (Seine-Inférieure), 25 juin 1954.

Spores globuleuses à ovoïdes, jaune-olivâtres, lisses, 4-6 µ de diamètre.

Ustilago nuda (Jens.) Rostr., sur épis d'*Hordeum leporinum* Link., Avignon (Vaucluse), 13 mai 1953.

Les inflorescences sont entièrement détruites par le parasite.

Les spores globuleuses ou ovoïdes, jaune-roussâtres, à épispore épais de 0,5 à 0,8 µ, nettement aminci sur une partie où apparaît une fine verrucosité, mesurent 7-11 × 6-8 µ.

Ustilago scrobiculata Liro, sur les feuilles de *Calamagrostis epigeios* Roth., Sainte Opportune-la-Mare, près Pont-Audemer (Eure), 25 juin 1954.

La présence d'une plante épiée parasitée a permis l'identification de l'hôte qui croissait sur un talus humide le long de la route qui domine le marais Vernier, à environ cent mètres de l'agglomération.

Les spores globuleuses à ovoïdes, parfois un peu anguleuses, brun-foncé, à épispore orné de crêtes anastomosées en un réseau dense plus ou moins continu, mesurent *13-15* (11-16) **13,8** × *11-13* (10-14) **11,9** µ.

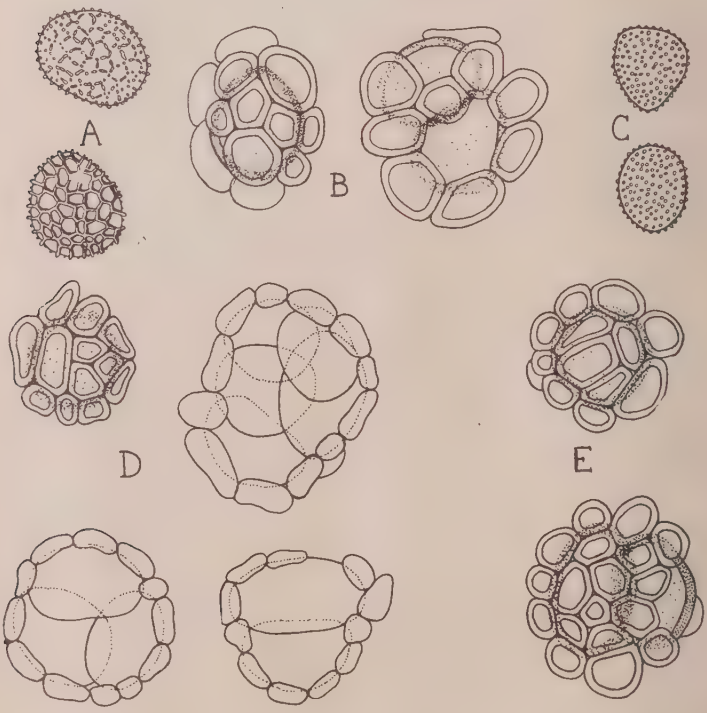
Sur le genre *Calamagrostis* existent trois espèces d'*Ustilago* provoquant un charbon foliaire :

Ustilago corcontica (Bub.) Liro, connu sur *Calamagrostis Halleriana*, en Bohême, à spores brun-châtain foncé, finement échinulées, mesurant 13-17 × 9,5-13 µ.

Ustilago calamagrostis (Fuck.) Clinton, signalé sur divers *Calamagrostis* (dont *C. epigeios*) en Europe et Amérique du

Nord, à spores brun-jaunâtres, échinulées, mesurant 12-20 × 8-14 μ.

Ustilago scrobiculata Liro, décrit sur *C. arundinacea* et *epigeios*, en Finlande, à spores brun-foncé, « mit 1-1,5 μ hohen,



LEGENDE DE LA PLANCHE

A. *Ustilago scrobiculata* sur *Calamagrostis epigeios*, spores (gross. 1.000).
B. *Tuburcinia agropyri* sur *Agropyrum intermedium*, glomérules (gross. 1.000).
C. *Ustilago striaeformis* sur *Dactylis glomerata*, spores (gross. 1.000).
D. *Tuburcinia mussati* sur *Melica nebrodensis*, glomérules (gross. 1.000).
E. *Tuburcinia melicae* sur *Melica uniflora*, glomérules (gross. 1.000).

unregelmässigen Warzen versehen, die voneinander isoliert stehen oder stellenweise oft zusammenfliessend ein mehr oder weniger stark zerfetztes Netzwerk bilden », mesurant 12-18 × 10-14 μ.

Il ne fait aucun doute que c'est à cette dernière espèce que doit être rapportée la récolte normande qui constitue une espèce nouvelle pour la flore cryptogamique française.

Ustilago striaeformis (West.) Niessl. s. l., sur les feuilles de *Dactylis glomerata* L., forêt de Brotonne (Seine-Inférieure), 25 juin 1954.

Ce charbon foliaire a été trouvé surtout sur les feuilles, mais également sur les gaines, les axes de l'inflorescence et les enveloppes florales du Dactyle.

Les spores, globuleuses à ovoïdes, brun-jaunâtres, à épispore finement et densément échinulées, mesurent *10-12* (9-13) **11,2** × *9-11* (8-11,5) **9,8** µ.

Sur les feuilles de *Dactylis glomerata* L., Clécy (Calvados), 24 juillet 1954.

Pour ce deuxième échantillon, les spores mesurent : *11-12* (10-13) **11,6** × *10-11* (9-12) **10,5** µ.

Sur les feuilles d'*Holcus mollis* L., Clécy (Calvados), 25 juillet 1954.

Les spores mesurent : *10-11* (9-13) **10,8** × *9-10* (8-11) **9,8** µ.

Le charbon foliaire du Dactyle est connu par certains auteurs sous le nom d'*Ustilago salveii* Berk. et Br.; si, sur le plan biologique, il a été vérifié à plusieurs reprises que le parasite du Dactyle, comme celui de la Houlque, est étroitement spécialisé à son support, il n'empêche que, sur le plan morphologique, *U. salveii* n'est pas distinct de *U. striaeformis* bien que la diagnose fasse état de dimensions légèrement supérieures pour les spores de cette deuxième espèce; ce caractère ne ressort nullement de l'examen des échantillons récoltés en Normandie : les spores prélevées sur les deux hôtes sont rigoureusement identiques quant à la forme, la coloration et l'ornementation et ne présentent que de très faibles différences biométriques qui sont d'ailleurs de sens opposé à celles données par les diagnoses.

Ustilago violacea (Pers.) Roussel s. l., dans les anthères de *Silene italica* L. Montmajour (Bouches-du-Rhône), 13 mai 1953; Sospel (Alpes-Maritimes), 23 avril 1954.

Dans les anthères de *Silene conica* L., Vetheuil, près Mantes (Seine-et-Oise), mai 1954.

Dans les anthères de *Silene inflata* Sm., La Perrière, près Mamers (Sarthe), 26 juin 1954.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

Charalambos E. **Zambettakis.** — Recherches anatomiques et biologiques sur les Sphaeropsidales-Phaeodidymae des *Fungi Imperfecti*. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle*. 7e série, t. III, pp. 41-145, pl. V à XXXIV, éditions du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris, 1954-1955.

Gilbert **Bouriquet.** — Le Vanillier et la Vanille dans le monde. *Encyclopédie Biologique*, XLVI, 748 p., 223 fig. Préfaces par Roger Heim et Maurice Guillaume, Paul Lechevalier édit., Paris, 1954 [Mme Jacqueline **Nicot :** Microflore fongique des sols de vanilleraies, pp. 364-390. — Gilbert **Bouriquet :** Pathologie, pp. 459-489. — Gilbert **Bouriquet :** Altérations et défauts de la vanille préparée, pp. 623-644.]

A. L. **Guyot.** — *Uredineana. Encyclopédie Mycologique*, XXIV, t. IV, 602 p., Paul Lechevalier édit., Paris, 1953.

Yasuhiko **Asahina** et Shoji **Shibata.** — Chemistry of Lichen Substances. *Japan Society for the Promotion of Science*, Tokyo, Japan, 240 p., 1954.

K. **Bagchee.** — A new and noteworthy disease of Gamhar (*Gmelina arborea* Linn.) due to *Poria rhizomorpha* sp. nov.. *Indian Forest records*, t. I, fasc. 3, pp. 25-39, 8 pl., 1953 (ou *The Indian Forester*, t. LXXIX, fasc. 1, pp. 17-24, 1953).

K. **Bagchee,** Y. N. **Puri** and B. K. **Bakshi.** — Principal diseases and decays of oaks and other hardwoods in India. II. *Indian Phytopathology*, vol. VII, pp. 18-42, 1954.

Frances L. **Balfour-Browne.** — Some Himalayan Fungi. *Bull. of the British Museum (Natural History)*, Botany Series, vol. I, n° 7, London, pp. 187-218, 8 fig., 1955.

E. J. H. **Corner.** — Further descriptions of luminous Agarics. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, vol. 37, pp. 256-271, 12 fig., 1 pl. phot., 1954.

Sigurd **Funder.** Practical Mycology. — Manual for identification of Fungi. *Broggers Boktr. Forlag,* Oslo, 1 vol., 146 p., 43 fig., 1954.

C. G. **Hansford.** — Australian Fungi. II. New records and revisions. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales,* vol. LXXIX, Parts 3-4, pp. 97-141, fig., 1954.

C. G. **Hansford.** — Some Microthyriales and other Fungi from Indonesia. *Reinwardtia,* vol. 3, part. 1, pp. 113-144, 1954.

C. G. **Hansford.** — Meliolales from Indonesia. *Reinwardtia,* vol. 3, part. 1, pp. 75-112, 1954.

R. **Kühner** et H. **Romagnesi.** — Compléments à la « Flore analytique ». II. Espèces nouvelles ou critiques de *Lactarius. Bulletin de la Société Mycologique de France,* t. LXIX, fasc. 4, pp. 362-388, 1953.

R. **Kühner** et H. **Romagnesi.** — Compléments à la « Flore analytique ». III. Espèces nouvelles, critiques ou rares de Pleurotacées, Marasmiacées et Tricholomacées. *Bulletin de la Société des Naturalistes d'Oyonnax,* n° 8, pp. 73-131, janvier 1954.

William Alphonso **Murrill.** — Species of Florida Basidiomycetes. *Technical Bulletin,* n° 478, 36 p., Univ. Florida agric. Exper. Stn. Gainesville, juin 1951.

A. **Pilat** et J. A. **Nannfeldt.** — Notulae ad cognitionem, *Hymenomycetum Lapponiae,* tornensis (Sueciae). *Friesia,* V, 1, pp. 6-38, Copenhague, 1954.

Georges **Rizet.** — Les phénomènes de barrage chez *Podospora anserina.* I. Analyse génétique des barrages entre souches S et s. *Rev. Cytol. Biol. végét.,* t. XIII, pp. 51-92, 1 pl., 4 fig., 1952.

D. B. O. **Savile.** — A phylogeny of the Basidiomycetes. *Canadian Journal of Botany,* 33, pp. 60-104, 1955.

L. E. **Wehmeyer.** — Studies in the genus *Clathrospora. Mycologia,* vol. XLVI, n° 4, pp. 498-522, 19 fig., July-August 1954.

SUPPLÉMENT

A LA REVUE DE MYCOLOGIE

Chronique de l'amateur

■

LES ANCIENS N'AVAIENT PAS TOUS LES TORTS

Depuis que la Flore de Kühner et Romagnesi est entre mes mains, je fais comme tous les autres mycologues sans doute : je ne la quitte guère et j'essaie de la digérer. Et je l'avouerai sans honte, je crains fort de mourir avant d'en être venu à bout. Car s'il y a des genres et même des familles dont on a pu assez vite se faire une idée beaucoup plus claire et plus complète, il en est d'autres devant lesquels on se sent absolument impuissant et pour ainsi dire noyé. Qu'on le veuille ou non, la détermination d'un Rhodophylle est une aventure tout à fait hasardeuse, et on doit le plus souvent se contenter d'une approximation, trop heureux quand on n'hésite plus qu'entre deux ou trois espèces. Il faut maintenant humblement admettre que le nom exact de ces champignons n 'est plus à la portée de l'amateur, et qu'il vaut mieux laisser leur identification aux laboratoires qui possèdent l'outillage nécessaire, toute la littérature, toute la tradition, et une collection d'exsiccata suffisante pour faire en dernier ressort les comparaisons nécessaires.

Quant aux Russules, c'est peut-être encore pire. De toute évidence, toute les espèces décrites dans la Flore sont de bonnes espèces. Avec un peu d'expérience, on le sent tout de suite, car les espèces fantômes ont une odeur, si l'on peut dire. Mais on se rend compte aussi que selon notre collègue Romagnesi lui-même, qui pourtant a vu plus de Russules que personne, « déterminer une Russule sur le terrain relève de la plus haute fantaisie ». J'en suis d'autant plus convaincu que même chez moi je n'y arrive pas une fois sur quatre, et que retrouvant ensuite la même espèce dans une autre station, je suis incapable de la reconnaître. Il y en a ainsi quelques-unes que je suis contraint de déterminer toutes les fois que je les rencontre.

Et j'admire à ce propos nos anciens — je pense à Bataille par exemple — qui donnaient immédiatement un nom à la Russule qu'on leur présentait. Frédéric Bataille n'était pourtant pas un plaisantin. Il y a donc là une petite énigme qui vaut la peine d'être examinée et peut-être résolue. Pour saisir le fond du problème il faut d'abord se reporter à la Flore de Quélet. Quélet admet cinquante Russules. En un demi-siècle, nous en avons triplé le nombre, en attendant mieux. Car tout mycologue sérieux sait qu'on trouve à tout instant dans la nature des espèces qui n'ont pas été répertoriées, et parfois si caractéristiques qu'elles ne sauraient échapper si une description en existait. Je pense à une Russule superbe que j'ai trouvée au mois de juillet sur une lisière et qui était recouverte d'un épais velours d'un rouge éclatant, comme les fauteuils du second empire. Ou à telle autre, minuscule, rose et dure, dont le revêtement est entièrement et finement craquelé et qui ne croît que dans les ornières des chemins dans les forêts de Hêtre. Elles existent dans la nature et pas dans les livres. Nul ne saurait dire combien il y en a dans le même cas. Car même des spécialistes comme notre savant collègue sont loin d'avoir prospecté je ne dis pas le monde mais seulement les principales forêts de France. Et dans un genre si étendu et si variable, il est bien probable qu'à côté d'un certain nombre d'espèces fixes et ubiquistes, il doit exister des quantités d'espèces endémiques à aire plus ou moins restreinte.

On en conclura donc que Quélet connaissait fort mal les Russules, et que sur ce chapitre, sa Flore est dépassée, comme on dit, et inutilisable. Mais est-ce si sûr? Si je reprends les espèces de Quélet, je les retrouve presque toutes admises par Romagnesi. Que s'est-il passé? C'est que Quélet, avec les moyens de son temps, avait vu tout ce qu'on pouvait voir, et s'en était tenu là, faute de pouvoir aller plus loin. De sorte que lui-même et les mycologues de son école ramenaient toutes leurs trouvailles aux cinquante espèces qu'il avait cataloguées avec certitude. De là vient aussi que nommer une espèce selon Quélet, ce n'est pour nous qu'un à peu près souvent vide de sens. Nous savons ici qu'il appelait integra par exemple plusieurs espèces différentes, et qu'il n'avait aucune possibilité de faire autrement. Qu'on songe encore à l'exemple de Russula foetens. C'était autrefois un des premiers plaisirs du débutant de nommer cette horrible espèce. Mais maintenant, combien avons-nous de

foetens? Combien cette espèce si évidente en apparence a-t-elle fait de petits? J'ai même la confusion d'avouer que je crois en avoir encore découvert un autre! Mais qu'on se rassure, si je me sens de taille à publier un Hygrophore nouveau parce que c'est un genre facile, jamais je n'oserai parler d'une Russule nouvelle, car je mesure mes capacités.

Le progrès dans les sciences est une chose bien curieuse. Sûrement, pour les contemporains de Quélet, son chapitre des Russules a dû paraître presque incompréhensible, tant il était bourré de nouveautés, de même que la musique de Rameau, qui nous semble simplette, a écorché les oreilles des auteurs du XVIIIe siècle. Le progrès consiste à toujours tout remettre en question. Quélet croyait avoir tout vu, ce fut son mignon péché. Il avait seulement beaucoup vu, ce qui n'est pas la même chose. Et les Russules ont depuis le grand homme d'Hérimoncourt subi plusieurs révolutions qui ont changé de fond en comble l'idée que nous nous en faisions. René Maire est venu, qui le premier s'essaya à les diviser en groupes naturels en faisant appel à des caractères méconnus jusqu'à lui. Et son fameux mémoire a suffi à déclancher toute une suite de recherches et de travaux dont la série est loin d'être close. Melzer avec son réactif a permis d'examiner les structures sporales d'une telle façon que nous avons été obligés de séparer quantités de formes que nous avions crues identiques. Car une crête de spore ou une dermatocystide ont autant d'importance que la couleur du chapeau ou le revêtement du stipe. Nous avons appris qu'il n'y avait pas de détails en mycologie.

Il est inutile d'insister sur la méthode des réactions chimiques, qui elle aussi nous a obligés à une clarté toujours plus aiguë. On peut dire que le groupe de Russula xerampelina entre autres n'a été compris que du jour où a été découverte sa réaction au sulfate de fer. Et combien d'autres! Russula pseudointegra est sans doute le premier grand triomphe des chimistes sur les mycologues, si primitive au fond que soit cette méthode et si empirique, puisque ces réactions ne nous renseignent en rien sur la nature réelle des espèces. Il est vrai d'ailleurs que depuis longtemps les mycologues faisaient des réactions chimiques sans le savoir, puisque le bleuissement d'un Bolet au contact des doigts de celui qui le cueille, le rosissement d'un Inocybe, le jaunissement d'une Psalliote sont des réactions chimiques dont les ancêtres tenaient déjà le plus grand compte.

Cher vieux Quélet quand même! Comme il a eu raison d'avoir tort, et comme ses erreurs étaient pleines de sens! Combien ses confusions nous apparaissent comme vénielles et quel mérite il avait à découvrir avec ses pauvres moyens quelques parcelles de vérité! J'irais même jusqu'à dire que ses erreurs ont été fécondes. Dans l'état de sa technique, il ne pouvait les éviter. Ce furent des erreurs intelligentes, de celles qui préparent les redressements nécessaires. Il a imprimé à la mycologie une marque ineffaçable, et sans lui notre science serait difficile à comprendre dans son état présent. Je sais que des esprit chagrins lui reprochent de n'avoir pas toujours bien saisi le sens de la tradition friésienne et d'avoir interprété de travers les diagnoses du maître suédois. Mais grand Dieu, si nous en étions réduits aujourd'hui aux descriptions de Fries, il faut bien avouer que nous ne déterminerions rien du tout. Nous demandons tellement plus à une description! Le miracle est que Quélet se soit si peu trompé, et tout ce qu'on peut lui reprocher réellement, c'est un certain entêtement dans l'erreur propre à tous ceux qui sont sûrs de leur puissance.

C'est pourquoi, quand je me promène et que je rencontre une Russule, je me dis d'abord : Quélet l'aurait appelée fusca. Emportons-la pour voir ce qu'en font ceux d'aujourd'hui. Et il arrive qu'on trouve quelque chose. Et puis je m'aperçois que je connais toutes les Russules de Quélet. N'est-ce pas tout de même un signe qu'il n'avait pas si mal vu ni si mal décrit? Ce serait folie de dédaigner cet héritage, car il y avait plus de mérite à créer badia en 1895 que vingt espèces nouvelles de nos jours. De même qu'il a fallu plus de génie à Epicure pour formuler son hypothèse de la constitution atomique de l'univers qu'à tous les modernes pour en tirer les conséquences. Admirons donc sans réserve ceux qui les premiers ont mis un peu d'ordre dans le chaos des formes fongiques, en sachant bien que bon gré mal gré il nous faut d'abord mettre nos pas dans les leurs avant d'aller plus loin.

G. Becker.

La Chronique anecdotique

de Camille FAUVEL

AMATEURS ET PROFESSIONNELS

D'après mes cahiers d'herborisations, cela a dû se passer en septembre 1932. J'ai peine à y croire. Quand on n'a plus de souhaits à formuler pour l'avenir, les années doivent défiler à la vitesse d'une soucoupe volante. Or un jour de la fin de ce mois-là, un jeune homme, que j'avais connu au cours d'excursions mycologiques, vint me trouver pour me dire qu'avec une dizaine de camarades s'intéressant comme lui aux champignons, il avait organisé une sortie en forêt pour l'après-midi du dimanche suivant. Mais voilà; il fallait un guide pour diriger ces jeunes incompétences sur le terrain et il avait songé à moi. J'étais libre le jour indiqué. Nous choisîmes un secteur de la forêt de Sénart que nous explorerions l'après-midi. Je donnai rendez-vous à deux heures de relevée, à la petite gare de Limeil.

Mon petit monde se trouva là à l'heure dite. Il y avait cinq jeunes gens et autant de jeunes filles et je crus comprendre au cours des brèves conversations de l'après-midi, que deux au moins étaient étudiantes. Mais je ne posai point de questions, car, dans ces sorties, on ne parle que *champignon*. Beaucoup s'étaient munis, qui d'une flore de poche illustrée, qui d'un bref manuel avec quelques planches en couleurs; l'un avait emporté la flore dichotomique de Costantin et Dufour, qui peut rendre des services, mais certes pas sur le terrain, sinon l'on ferait peu de chemin dans l'après-midi. Mais tous avaient carnet et crayon pour prendre des notes.

Dès l'entrée de la forêt, sur le tronc d'un sycomore très élevé, à environ une trentaine de centimètres du sol, poussaient les plus belles touffes de *Polyporus umbellatus* [très rare dans les forêts parisiennes] que j'ai vues de ma vie. Un des jeunes gens l'identifia sur le champ. Il ne l'avait jamais vu, mais une fort belle planche le représentait dans la flore dont il était muni.

— Je vous souhaite d'être aussi heureux pour les autres espèces que nous trouverons, mais j'en doute fort, car peu de champignons ont une forme aussi caractéristique que celui-ci.

Et il en fut bien ainsi.

J'indiquai la parfaite succulence de ce champignon, qu'une des jeunes filles s'empressa de couper et de glisser dans son filet, car toute l'équipe s'était munie de filets, sauf un des jeunes gens qui portait en sautoir la boîte verte traditionnelle des botanistes.

— Mais ne manquez pas, Mademoiselle, de le consommer ce soir ou demain au plus tard. Après-demain, la grande finesse de sa chair aura disparu et, un jour d'attente encore, il prendrait un goût des plus désagréables.

Je ne manquai point de parler du *pourridié*, pernicieux pour la vie de l'arbre, que dans la chair vive de celui-ci cause le mycélium de *P. umbellatus*. Me basant sur des exemples anciens, je crus pouvoir affirmer que l'année prochaine, malgré sa grande vigueur, cet arbre serait mort. Il y eut quelques mouvements de scepticisme. [Deux ans plus tard, l'organisateur de cette herborisation m'envoya une carte pour me dire qu'étant passé la veille à la gare de Limeil, il avait tenu à aller constater l'exactitude de ma prédiction. L'arbre ombelliphore était toujours debout, mais complètement sec; sa mort devait vraisemblablement remonter à un an.]

Les champignons étaient abondants par ce bel après-midi qui succédait à une semaine de pluie. Nous eûmes la chance d'en dénicher près d'une trentaine d'espèces ou variétés que ces jeunes gens n'avaient jamais vues, tout au moins beaucoup d'entre eux.

Les initiés étaient tout fiers d'indiquer le nom exact. Il y avait parfois d'innocentes contestations.

— Qui me dira le nom de celui-ci? Vous le connaissez sûrement. Il figure presqu'en tête de vos flores.

— Monsieur, ce n'est pas de jeu. Ma camarade qui se cache derrière vous est en train de feuilleter son atlas de poche.

— Mais les atlas de poche sont faits pour être feuilletés. Ce champignon est *Pluteus cervinus* Ce qui vous a fait hésiter, c'est que les lamelles ne sont pas franchement roses, parce que c'est un exemplaire tout jeune et que les spores ne sont pas encore mûres. Mais soyez tranquilles, demain matin les lamelles seront du plus beau rose. Cette espèce est assez polymorphe, mais vous la reconnaîtrez toujours, en sus de ses lames roses, à son pied incrusté de petites fibrilles plus colorées et à ce fait que ce pied se sépare très facilement du chapeau, où il ne paraît que faiblement emboîté, en laissant l'alvéole dont on vient de l'extraire coloré en blanc de neige bien brillant.

Si vous avez la chance de le trouver sur un tas de sciure, datant de deux ans au moins, il aura les formes les plus fantasmagoriques. Par exemple, certains chapeaux au lieu d'être ronds seront franchement rectangulaires. Vous trouverez d'autres anomalies aussi déroutantes chez presque tous les champignons croissant sur les tas de sciure.

— Est-ce que *Pluteus cervinus* est comestible?

— Oui; mais c'est un mets des plus médiocres. Mou, fade, il a en outre l'inconvénient de laisser extravaser toutes ses spores pendant la cuisson, ce qui donne au mets une apparence rose sale des moins appétissantes.

Notre studieuse après-midi se déroula sans histoire. Vers sa fin, nous tombâmes sur un très grand espace de forêt, entièrement tapissé d'*Armillaria mellea,* les chapeaux si serrés qu'ils étaient parfois fortement déformés et recouvrant eux-mêmes des chapeaux plus petits que la chute des spores avaient complètement enfarinés. On ne voyait plus d'herbe.

Je dis tout ce que je savais de cette cryptogame si commune et si méconnue, bien que constituant un mets des plus acceptables, surtout après 8 à 10 minutes d'ébullition à l'eau salée. Je n'oubliais point la *légende* des cochons empoisonnés que mes lecteurs connaissent bien.

Ma petite troupe s'amusa à danser sur cette couche continue et serrée de hauts champignons, qui se brisaient sous les pieds à chaque pas, les laissant pénétrer jusqu'au milieu du mollet et rendant un bruit fort et particulier analogue, sans doute, à celui que fait sous les pas, le sable de cette petite baie des îles Hawaï, dont *The National Geographic Magazine* (LXXIV, n° 4, p. 453), nous donne la gravure avec la légende : *Walkers have « music » wherever they go on the barking sands.* Voulez-vous plus de détails sur l'emplacement exact de cette baie et sur la nature des bruits que font les pieds de l'excursionniste, en s'enfonçant dans le sable. Voici la suite de la légende : *« In dry weather this desolate beach near Waimea, island of Kauai, voices protest like a dog at every footsep. A favorite sport of visitors is to slide down the slopes and produce sustained howls.* » Mes mycologues en herbe, grâce aux armillaires, avait découvert l'un des charmes pittoresques des îles Hawaï.

J'interrompis leurs gambades en leur disant : « J'ai de braves voisins, banlieusards comme moi, qui ont cinq enfants doués d'un robuste appétit. La mère, qui me voit rapporter tant de champignons, m'a demandé de lui en réserver un panier à l'occasion, afin de permettre à ses enfants de se régaler à bon compte. Vous ferez œuvre pie en choisissant les plus petits, les plus jeunes de ces armillaires, ceux dont les lamelles sont encore assez blanches, sans tache, et d'en remplir un grand panier qui se trouve dans le coffre de ma voiture. Vous couperez les pieds bien à ras du chapeau. »

Ma proposition fut évidemment acceptée.

— Voici le panier, voici un chiffon que vous pourrez déchirer en deux ou trois pour essuyer le dessus des chapeaux par trop enfarinés.

Les jeunes filles avaient beaucoup de goût. Jamais panier de champignons, parfaitement rempli et dont l'extrémité de la voûte touchait presque l'anse, ne fut confectionné avec plus de soins, les chapeaux du dessus soigneusement imbriqués afin de constituer une solidité parfaite.

Je fus fort bien accueilli, à mon retour, lorsque je portai triomphalement mon panier qui pesait 6 kg. 700. J'indiquai longuement la préparation. J'ajoutai : « Le seul inconvénient de cette espèce est de

demander beaucoup d'ail ou d'échalotte. Mais ne mettez pas les deux condiments ensemble, l'un ou l'autre vous fournira un mets presque différent.

N'attrapez pas une indigestion. Ils se conserveront parfaitement 5 ou 6 jours si vous les étalez dans une pièce fraîche, et sombre si possible, mais pas sur le sol.

— Dans la pièce de notre sous-sol, qui sert de fruitier, mon mari a installé des planches sur des tréteaux pour y mettre nos reinettes grises, dont le pommier, que vous voyez d'ici, est bien chargé.

— Seigneur! Quelle belle récolte vous ferez; il y en a plus de 200 livres.

— C'est l'estimation de mon mari. Mais il y a ici des bouches gourmandes.

— Je vois aussi une planche de persil et de ciboulette. N'ayez pas peur d'en mettre.

...Le lendemain matin, de bonne heure, je fus alerté par un coup de téléphone. J'étais appelé par un de mes excellents amis, Commissaire spécial des Halles [c'est-à-dire uniquement chargé de ce qui touche aux Halles centrales, sans aucun rapport notamment avec le quartier des Halles, du 1er arrondissement, qui a son commissaire de police comme les 79 autres quartiers de Paris]. Il me dit en substance : « Aucun de mes trois Inspecteurs à qui incombe la vérification des champignons sauvages qui arrivent chaque matin, ne se trouve là. J'apporte pourtant le plus grand soin à ce qu'ils ne s'absentent jamais ensemble. L'un est en congé régulier auprès de Nice. Le second est en voyage de noces. J'ai envoyé des dépêches à sa recherche afin qu'il écourtât sa lune de miel. Quant au troisième, ton élève, on l'a opéré avant-hier de l'appendicite.

Or, j'ai ce matin une kyrielle de paniers de champignons, deux trains de légumes étant arrivés samedi après la fermeture des Halles. Moi, je ne connais rien aux champignons. Si tu ne consens pas à venir faire le vérificateur bénévole, je refuse tout. De pauvres bougres de ramasseurs l'auront amère. Allons, je compte sur toi! Tu feras une bonne action et me tireras d'embarras. J'envoie la voiture te chercher.»

...Ce contrôle qui m'incombait, par hasard, est la chose du monde la plus aisée et la plus rapide, à cause de l'O. de P. qui interdit de mettre des champignons d'espèces différentes dans le même récipient. Il n'y a donc qu'à passer devant la file des paniers, l'étiquette extérieure pendante et d'y inscrire le signe de l'acceptation paraphé, ou du refus. Ce dernier cas est rare. Ainsi les choses se passaient, il y a un quart de siècle. Je doute que cela ait beaucoup changé depuis.

Les deux premiers paniers, venant du Loir-et-Cher, étaient remplis de belles oronges. Sans nul doute, le contenu dut s'enlever rapidement et au prix fort. Venaient ensuite des cèpes de Bordeaux à foison, des tricholomes ruinés, des girolles, etc... Mais en queue, se tenait à l'écart

et comme honteux de sa grandeur démesurée, mon panier d'armillaires de la forêt de Sénart.

Quand la confiance règne...

Il me vint une furieuse envie de refuser ce panier. Que m'importait au fond ma réputation de mycologue dans ces prés fleuris qu'arrose la Seine et où ne rôdaient même plus les chères brebis de Mme Deshoulières? J'hésitai. Mais ne sera-ce pas priver d'un régal gratuit une famille de jeunes innocents? C'est mon bon ange, sans doute, qui me souffla cette inspiration.

Et je traçai sur l'étiquette le label de l'acceptation.

Ce panier d'armillaires était sans doute le premier qui arrivait aux Halles Centrales. Je doute qu'il en soit revenu depuis. Telle est la force de la routine.

Le génie de l'homme a su cultiver le champignon de couche, honneur de nos marchés et triomphe de nos Cuisines. Or, depuis peu de temps, on sait également conduire la culture d'un second champignon, qui lui est supérieur à mon avis : le pied bleu [*Rhodopaxillus nudus*]. Mais les acheteurs s'en détournent avec persistance. Et pourtant, le premier exige du fumier de cheval, qui dans quelques années sera introuvable, le second se contente d'un terreau de feuilles de chêne, qu'il sera toujours aisé de se procurer. Il faudra bien que le gros public donne son agrément au pied bleu et aussi la grande Cuisine.

A moins de se contenter de cultiver le champignon de couche sur son balcon, comme vous y encouragent de fallacieuses réclames.

...Le vendredi suivant, ma brave voisine me rapporta mon panier vide.

— Nous sommes tous bien contents. Cela a été un parfait régal pour la famille.

— Ils se sont bien conservés?

— Nous avons fini le tas hier. Les champignons étaient aussi bons que lundi soir, lorsque nous avons entamé la provision. D'ailleurs, toute la semaine, nous n'avons mangé que des champignons, le soir, après la soupe. Mais la planche de ciboulette y est passée.

— Vous n'avez pas eu peur de vous empoisonner? On voit tellement de cas dans les journaux.

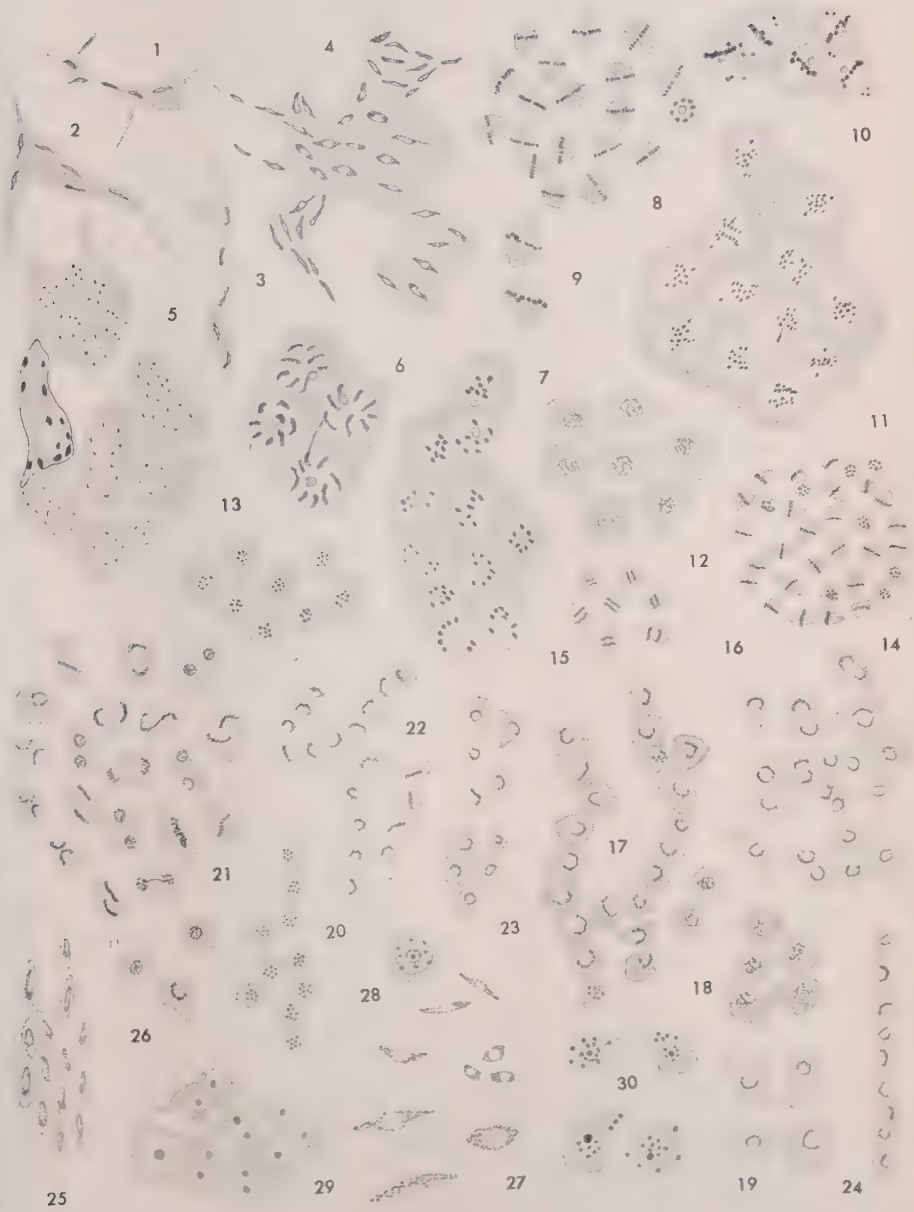
— Je vais vous dire la vérité. (*Ici, mon interlocutrice rougit légèrement.*) J'ai eu peur au début; mettez-vous à ma place, vous êtes père de famille aussi. Mais j'ai porté votre panier, lundi matin à l'Inspection des champignons des Halles. Il est plus rassurant, n'est-ce pas, d'avoir affaire à des professionnels qu'à un amateur?

Et à la réflexion, je ne pus m'empêcher de trouver que le plus pur bon sens coulait de la bouche d'or de cette mère-gigogne banlieusarde.

C. F.

Le rédacteur en chef et le gérant de la Revue : Roger Heim, Ch. Monnoyer

IMPRIMERIE MONNOYER — LE MANS.



Le Charles, phot.-imp.

Le noyau dans le cycle évolutif de **Plasmodiophora Brassicæ**

A

C

B

Protodaedalea hispida IMAZEKI, gen. et spec. nov.

A, Front view (x 1), B, Sectional view (x 1), C, Long fascicled and branched hairs which cover over the upper surface of the pileus (x 5).

Renseignements généraux

La *Revue de Mycologie* publie chaque année :

a) 3 fascicules consacrés aux travaux originaux sur les *Champignons* et les *maladies cryptogamiques* des plantes, plus particulièrement de l'Europe;

b) un ou 2 *numéros spéciaux* consacrés à des travaux et des mises au point sur les maladies des plantes *tropicales*, et, d'une façon plus générale, sur les Champignons des *territoires français d'Outre-Mer;*

c) 3 *Suppléments* comportant des révisions monographiques, des clefs dichotomiques, des articles didactiques, des renseignements pratiques sur les Champignons et les empoisonnements, des chroniques, c'est-à-dire toute documentation plus spécialement destinée aux amateurs.

La correspondance concernant la rédaction ainsi que les manuscrits doivent être envoyés à M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, Paris, 5e.

La correspondance concernant les abonnements ainsi que les versements doivent être adressés à M. Jacques Duché, Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue de Buffon, Paris, 5e, compte de ch. postaux 1247-65 PARIS.

Les manuscrits doivent être dactylographiés et définitifs; les frais supplémentaires concernant les remaniements ou additions éventuels sont à la charge des auteurs.

En principe, il n'est envoyé aux auteurs qu'une première épreuve qu'ils devront réexpédier, corrigée, au plus vite à la direction.

Les figures et planches seront envoyées en même temps que les manuscrits, les dessins exécutés à l'encre de Chine, les photographies tirées en noir sur papier bromure. Les réductions doivent être calculées par les auteurs en tenant compte de la justification de la revue.

Les tableaux dans le texte doivent être conçus clairement et de manière que leur composition se réalise sans difficultés.

Les manuscrits d'une certaine longueur ou qu'accompagneraient un certain nombre de planches hors texte feront l'objet d'une entente entre l'auteur et la direction de la Revue, dans laquelle il sera naturellement tenu compte de l'intérêt des documents et des disponibilités financières des deux parties.

La teneur scientifique des articles publiés dans la Revue n'engage que la responsabilité de leurs auteurs. Toutefois, la direction se réserve le droit de refuser certains manuscrits ou d'exiger de leurs auteurs des modifications dans la forme.

Les auteurs ont droit gratuitement à 25 tirés à part sans couverture spéciale et sans remaniements.

Tarif des Tirages à part

Nombre de pages intérieures	50	75	100	150	200
2 pages	150	157	165	175	190
4 pages	160	172	185	215	240
8 pages	275	300	325	375	425
12 pages	435	472	510	590	665
16 pages	535	577	620	705	790
Couverture sans impression	30	45	60	90	120
— avec titre passe-partout	50	75	95	145	195
— avec impression	295	312	330	365	400

ABONNEMENTS

Le prix d'abonnement à la *Revue de Mycologie* pour le Tome XXI (1956) a été fixé à :

Frs 1.400 pour la France, les territoires de l'Union française et les pays sous mandat français.

Pour les pays étrangers : Frs 2.000.

Les Suppléments coloniaux sont inclus dans l'abonnement.

PRIX DES TOMES I (1936) à XIX (1954)

CHAQUE TOME :

France et Union Française	Frs	**1.800**
Etranger	Frs	**2.200**

MEMOIRES HORS-SERIE

N° 1 (1938). **Les Truffes**, par G. Malençon. Historique. Morphogénie. Organographie. Classification. Culture. 92 pages, planches et figures. France : 1.000 fr. Etranger : 1.200 fr. (*presqu'épuisé*).

N° 2 (1942). **Les matières colorantes des champignons**, par I. Pastac. 98 pages. France : 500 fr. Etranger : 800 fr.

N° 3 (1943). **Les constituants de la membrane chez les champignons**, par R. Ulrich. 44 pages. France : 200 fr. Etranger : 300 fr.

N° 4 (1950). **Les Champignons et nous**, par G. Becker, 80 pages (Chroniques). France : 200 fr. Etranger : 300 fr.

N° 5 (1950). **La culture du Champignon de couche**, par L. Loireau. France : 600 fr. Etranger : 800 fr.

FLORE MYCOLOGIQUE DE MADAGASCAR ET DÉPENDANCES,
publiée sous la direction de M. Roger HEIM.

Tome I. Les Lactario-Russulés, par Roger Heim (1938). 196 pages, 60 fig., 8 pl. hors texte. France : 2.200 fr. Etranger : 2.800 fr.

Tome II. Les Rhodophylles, par H. Romagnesi (1941). 164 pages, 46 fig. France: 1.200 fr. Etranger: 1.500 fr.

Tome III. Les Mycènes, par Georges Métrod (1949). 144 pages, 88 fig. France : 1.200 fr. Etranger : 1.500 fr.

Tome IV. Les Discomycètes, par Marcelle Le Gal (1953). France : 6.500 fr. Etranger : 8.000 fr.

Abonnement spécial 1955 aux fascicules coloniaux :

France et Union française.	900 fr.
Etranger	1.200 fr.

Prix de ce fascicule :

France	600 fr.
Etranger	700 fr.